Sommerfrische in den Bergen: Zum jahreszeitlichen Auftreten der Heuschrecken Österreichs

Armin Landmann

Abstract: **Seasonality in the Alps: On the Phenology of Austrian Orthoptera**.
In temperate and mountainous regions life cycles of grasshoppers are primarily shaped by the recurrence of adverse climatic conditions. Adaptations which synchronize the life cycle are reflected in the phenology of a species, which therefore is not only interesting from faunistic view points, but also deserves a more general and deeper biological attention. Over the last two decades phenological data have gained even more advertency in the context of global warming and the impacts of climate change on phenological responses of species and communities are well-documented for many plant- and animal groups in the meantime. However, studies using long term data and analyzing large data stocks are missing for Central European Orthoptera in general and for grasshoppers in the Alps in particular. This chapter therefore offers an extensive analysis of the phenology of Austrian Orthoptera from different angles. For this analysis we can dispose over a rather huge stock of phenological data dating back to the midst of the 19th century. Overall more than 232.000 data, 94,7 % of them belonging to adults, but over 16.000 also concerning larval phenology, are at hand. In addition, most of our phenological data stem from recent decades (56.864 from the period 1980-1999; 173.000 from 2000 until 2016) which is especially promising in the light of climatic developments, because the temperature in the period after 1980 showed an increased rise of approximately 1 °C in Austria (compared to the global increase of about 0.5 °C) in this period.
In the first result section of this chapter a phenological calendar for 140 Orthoptera species of Austria is presented. This calendar for each species depicts the focus times of the seasonal occurences of adults on a semiquantitative scale and in addition shows the time span of larval records. Based on this overview all Austrian species are assigned to four main phenological types which reflect different life cycles: spring species (13 Ensifera, 5 Caelifera), early summer species (14 Ensifera, 22 Caelifera), mid-summer species (18 Ensifera, 29 Caelifera) and late summer to early autumn species (13 Ensifera, 21 Caelifera). Five subterranean or indoor dwelling Ensifera species can be recorded all year round as adults. The second part of the chapter deals with larval phenology and differences in the patterns of the seasonal appearance of larvae of groups with different life cycles (Decticinae, Gomphocerinae, Tetrigidae, Grylloidea) are demonstrated in particular.
In the third part altitudinal shifts in the phenology of Ensifera and Caelifera are analyzed. When data of all species are combined, both groups overall exhibit a significant delay of about one month (Ensifera) and about 20 days (Caelifera) in the timing to adulthood along an elevational gradient from under 250 m to above 2250 m a.s.l. However, this trend is more complicated and even absent in species which show a wide range of altitudinal distribution. In such „altitudinal-ubiquists" a significant decrease in the date of adult appearances with altitude was only traceable from lowland to montane elevations, but no or only a weak further delay in the seasonal appearance of adults was detectable higher up between upper montane to alpine elevations.
Similar inconsistent effects emerged when changes in phenology over the last 35 years (for selected groups) to 50 years (for pooled data of both suborders) where analyzed in the last part of this chapter. Again, when data of all species are combined, Ensifera as well as Caelifera showed a pronounced phenological advancement over the last 50 years which is statistically significant at least for the last 25 or so years (advancement of about 3 to 5 days from the 1990ies until the recent period 2009-2016). However, in selected „altitudinal-ubiquists" of the subfamilies Decticinae (5 species) and Gomphocerinae (7 species) this trend of advancement is only significant at lower altitudes (below 500 m a.s.l), but more complicated and inconsistent for mid- and higher elevations (750 to 1250 m and above 1500 m a.s.l. respectively). On the contrary, the thermophilic field cricket *Gryllus campestris* showed a significant phenological advancement, with a nearly 3 weeks shift in the Median of all seasonal data from the period 1980-1999 to the recent period 2009-2016, only at higher elevations (above 750 m a.sl.) but inconsistent trends at lowlands (under 500 m).
Finally, more clear changes over the last decades are obvious with regard to the dates of seasonal extremes. Since the 1980ies until recent days for the 30 most abundant and widespread Austrian Ensifera (10 species) and Caelifera (20 species) a clear trend for earlier first appearances in spring and later seasonal vanishing of adults in autumn can be demonstrated that might be primarily attributable to increases in spring and autumn temperatures and to less severe and shorter winters. However, overall our findings warn against expecting simple responses of the grasshopper phenology to climate warming.

Key words: Austrian Orthoptera: phenological calendar and types, seasonality and altitude, phenological advancement and climate change.

Denisia **39**,
zugleich Kataloge des
oberösterreichischen
Landesmuseums
Neue Serie **184** (2017):
111-135

1. Hintergründe: Bedeutung und Variation phänologischer Prozesse

Der Großteil unserer heimischen Heuschrecken lebt als erwachsenes Tier (Imago) nur einige Wochen und viele Arten vollenden ihren gesamten Lebenszyklus vom Ei bis zum Tode in wenig mehr als einem Jahr, sie sind univoltin (z. B. Abb. 2). In ihren Ei- und Larvenstadien sind die meisten Arten auf hohe Wärmesummen im oder am Boden oder in anderen Entwicklungssubstraten angewiesen (Übersichten z. B. in CHAPPELL & WHITMAN 1990, INGRISCH & KÖHLER 1998). Selbst Höhenubiquisten (s. LANDMANN Kap. „Vertikalverbreitung“ ab Seite 87) wie *Omocestus viridulus* oder *Chorthippus brunneus* und Hochgebirgsarten wie *Melanoplus frigidus* sind grundsätzlich als stenothermale Hochtemperatur-Spezialisten anzusehen, deren Fortpflanzungsabläufe und Entwicklungsgeschwindigkeiten stark von Temperaturparametern beeinflusst werden (vgl. z. B. WILLOT & HASSELL 1998, BERNER & BLANCKENHORST 2006, FINCH et al. 2008). Auch als Imago sind Heuschrecken überwiegend wärmeliebende „Sonnenanbeter“. Da die Entwicklung der hemimetabolen Larven, die in Mitteleuropa zumeist im Frühjahr ab Mitte April bis Mitte Mai nach einer Diapause aus den überwinternden Eiern schlüpfen, im Freiland in den meisten Fällen wohl 6 bis 10 Wochen beansprucht, sind erwachsene Heuschrecken bei uns grundsätzlich „auf Sommer geeicht“. Ausnahmen von dieser Regel bilden in Mitteleuropa, einmal abgesehen von „Indoor-Heuschrecken“ (Gewächshaus- und Höhlenschrecken, Heimchen), überwiegend nur die Dornschrecken (*Tetrix*) und Grillen-Verwandte. Sie überwintern als Larven (Nymphen-Diapause) oder als Imagines und können auch in Österreich mitunter bereits ab Mitte Februar und März im Freiland als erwachsene Tiere auftreten. In raueren Lagen wie der Böhmischen Masse oder den Alpen, in denen in vielen Jahren noch bis ins späte Frühjahr geschlossene Schneedecken vorherrschen, sind allerdings derartig frühe Funde auch in Tieflagen selten, was aber z. T. auch mit der Aktivität der Heuschreckenkundler zu tun haben mag. Grundsätzlich stellen jedenfalls solche „Frühlingsarten“, die ihre Aktivitätshöhepunkte im Mai bis Juni haben und als Imagines selten im Sommer auftreten, nur einen kleinen Anteil (etwa 13 %) unserer Heuschreckenfauna (s. Kap. 3).

Abb. 1: Die Länge und die saisonalen Schwerpunkte des Auftretens der österreichischen Heuschrecken werden v. a. von der Länge der Vegetationsperiode und der Verfügbarkeit geeigneter Ressourcen beeinflusst. Diese hängen im Alpenraum insbesondere von der Höhenlage und Exposition der Lebensräume ab. Während z. B. im Hochgebirge bereits Mitte September an nordexponierten Hängen schon Schnee und Frost dominieren können (oben) und nur einige kälteharte Spezialisten wie *Melanoplus frigidus*, *Miramella alpina*, *Gomphocerus sibiricus* und *Omocestus viridulus* noch ausharren, bieten fette grüne Talwiesen, die u. U. noch einer letzten Mahd harren (unten), grundsätzlich noch Lebens- ja Schlupfbedingungen, für eine Vielzahl von Arten. Beide Aufnahmen 17.9. (2012 bzw. 2014). oben: Ötztaler Alpen/T (Öbgrube, Platztal, 2400 m), unten: am tiefsten Punkt Tirols bei Erl (465 m). Fotos: A. Landmann.

Die Phänologie der heimischen Arten hängt einerseits von artspezifischen Eigenheiten der jeweiligen Embryonal- und Larvalentwicklung ab (z. B. Dauer der Eireifung, Vorhandensein von Diapausen, Anzahl und Dauer der Larvenstadien), die komplex von externen Faktoren überlagert und modifiziert werden. Die Zahl der Larvenstadien z. B. beträgt bei unseren Feldheuschrecken meist 4-5, bei heimischen Laubheuschrecken meist 5-7, bei Höhlenschrecken und Grillenartigen 7-12, ja bis 14, und ist tendenziell bei vielen Caelifera und wenigen Ensifera bei den Weibchen um ein Stadium größer als bei den Männchen (s. INGRISCH 1998). Das jahreszeitliche Auftreten von Larvenstadien und erwachsener Heuschrecken unterliegt aber nicht nur erheblicher zwischenartlicher, sondern auch innerartlicher Variation. So können sich der Beginn des Schlupfs, die Geschwindigkeit der Entwicklung der Larven und das erste Auftreten sowie die Lebensdauer von Imagines von Jahr zu Jahr je nach Temperatur und Feuchtigkeitsangebot im Frühjahr bis Spätsommer ändern. Dazu

kommt auch innerhalb eines Jahres der erhebliche Einfluss des kleinräumig stark wechselnden Mikroklimas an verschiedenen Entwicklungsstandorten. Dieses wiederum ist nicht nur durch das Umgebungsklima, das Wetter und die Exposition eines Standortes, sondern auch durch anthropogen beeinflusste ökologische Faktoren wie Bodenverdichtung, Bewässerung, Vegetationshöhe und -dichte usw. mitbestimmt. In den Alpen kommt dazu der große Einfluss der Höhenlage (Abb. 1) auf phänologische Abläufe, der durch Unterschiede in der Exposition (z. B. Süd- vs. Nordhänge) und im Mikrorelief nochmals zwischen Standorten selber Höhenlage stark variieren kann. Schließlich gilt es bei der Analyse phänologischer Muster auch schwer zu standardisierende mögliche Effekte entomologischer Erhebungsaktivitäten zu beachten, die prinzipiell von Periode zu Periode und von Höhenlage zu Höhenlage schwanken können (vgl. Tab. 3, Abb. 10 in Kap. 6). Phänologische Muster variieren also in einer bislang kaum verstandenen Komplexität.

Dies macht eine zusammenfassende Darstellung der phänologischen Verhältnisse in einem mit 140 Arten vielfältigen Land wie Österreich, das zudem auf relativ kleiner Fläche sowohl horizontal als auch vertikal in biogeografisch, klimatisch und ökologisch stark unterschiedliche Regionen und Zonen gegliedert ist, außerordentlich komplex, aber auch spannend. Denn auch über längere Zeiträume gesammelte, einfache floristische und faunistische phänologische Daten bieten eine Fülle von Möglichkeiten, physiologischen, entwicklungsbiologischen, genetischen und ökologischen Fragestellungen nachzugehen. Diese haben in den letzten Jahrzehnten vor dem Hintergrund der Klimaentwicklungen ein immens verstärktes Interesse auf sich gezogen (z. B. Körner & Basler 2010). In einer Vielzahl von Arbeiten, insbesondere aus der nördlichen Hemisphäre, wurden inzwischen Änderungen der Phänologie von Pflanzen und unterschiedlichen terrestrischen bis aquatischen Tiergruppen dokumentiert (für Mitteleuropa kurze Übersicht z. B. in Essl & Rabitsch 2013). Während aber für Pflanzen (z. B. Menzel et al. 2006) und Vögel (z. B. Dunn & Winkler 2010, Knudsen et al. 2011) auch aus dem mitteleuropäischen Bereich umfangreiche Analysen und Zusammenstellungen vorliegen, betreffen diese in Europa bezüglich Insekten v. a. Schmetterlinge (Sparks et al. 2006) oder Libellen (z. B. Hassell et al. 2007, Dingemanse & Kalkman 2008) und beziehen sich v. a. auf den Nordwesten. Aus den Alpen sind konkrete Analysen selten (z. B. Dell et al. 2005). Für Heuschrecken haben derartige Arbeiten aus dem mitteleuropäischen Flachland eher kursorischen Charakter (z. B. Pfeifer 2014, Pfeifer et al. 2012) und fehlen offenbar – im Gegensatz zu andern Gebirgen, s. Nufio et al. 2010 – für Heuschrecken aus den Alpen (Ansätze vgl. Landmann & Zuna-Kratky 2016). Allerdings werden entwicklungsphysiologische Studien entlang des Höhengradienten in Bezug zur Klimaerwärmung (für *Omocestus viridulus* s. Berner et al. 2004, Berner & Blanckenhorst 2006) und die Eignung von Gebirgsarten unter den Heuschrecken für ein Klimamonitoring diskutiert (s. Finch et al. 2008 für die Skanden).

Die Vielfalt der Möglichkeiten, unser umfangreiches phänologisches Material aus mehreren Jahrzehnten und unterschiedlichsten Landesteilen vor den aufgezeigten Hintergründen und Fragestellungen zu analysieren, kann in diesem zusammenfassendem Kapitel nur in Ansätzen aufgezeigt werden. Manche detaillierteren Auswertungen sind daher Spezialpublikationen vorbehalten. In den Kapiteln 5 (Höhenverbreitung und Phänologie) und 6 (Phänologie im [Klima]Wandel) versuche ich aber doch exemplarisch für einzelne Arten und summarisch für ökologisch-systematische Hauptgruppen Veränderungen phänologischer Muster in Raum und Zeit näher darzustellen.

In den Kapiteln 3 (Phänologiekalender) und 4 (Lebenszyklen und Larvenphänologie) beschränke ich mich aber zuerst darauf, eine Übersicht der Schwerpunkte des jahreszeitlichen Auftretens der österreichischen Heuschrecken zu geben und darauf aufbauend eine grobe Typisierung in Phänologie-Haupttypen vorzunehmen. Außerdem zeige ich summarisch Muster der Larvalphänologie bzw. deren Überlappung mit dem Auftreten von Imagines auf. Darüber hinaus verweise ich auch auf die Artkapitel dieses Buches. Dort versuchen wir, das saisonale Auftreten jeder Art kurz zu charakterisieren und über ein einfaches Phänologiediagramm auf einen Blick transparent zu machen. Soweit ausreichend Daten vorliegen, legen wir bei einzelnen Arten fallweise auch nach Höhenlage und Entwicklungsstadien differenzierte Phänologieübersichten vor, für die auf Artniveau hier nicht ausreichend Platz ist.

2. Datengrundlagen, Datendarstellung

In der Datenbank der ARGE Heuschrecken Österreichs „lagern“ für den Zeitraum 1683 bis 2016 insgesamt 275.680 Datensätze (DS), in denen das jahreszeitliche Auftreten österreichischer Heuschrecken exakt (mit Angaben des genauen Funddatums: Jahr, Monat, Tag) verzeichnet ist. Angaben vor 1850 (n = 10) beziehen sich aber nur auf das Auftreten von Wanderheuschrecken (*Locusta migratoria*) und werden hier nicht berücksichtigt. Für Bilanzen und Übersichten ebenfalls meist nicht berücksichtigt sind Datensätze ohne Angabe der Meereshöhe und/oder der angetroffenen Entwicklungsstadien (Larven oder Imagines). Damit

Tab. 1: Verteilung konkreter Phänologiedatensätze 140 österreichischer Heuschreckenarten (bzw. der Vertreter beiden Unterordnungen) auf Zeitperioden und Höhenstufen. In dieser Bilanz sind nur Datensätze mit exakten Angaben zum Fundort (Meereshöhe) und zum Funddatum berücksichtigt.

Periode	Ensifera	Caelifera	Gesamt	Höhenstufe	Ensifera	Caelifera
1850–1949	545	1.177	1.722	< 500 m	79.933	76.781
1950–1980	757	1.061	1.818	500–1000	22.485	28.060
1980–1999	28.678	28.186	56.864	1000–2000	9.110	19.367
2000–2016	74.967	97.032	171.999	> 2000 m	419	3.248
Gesamt	104.947	127.456	232.403	Σ ab 1850	104.947	127.456

verbleiben 232.403 DS, von denen sich 220.025 auf Imagines und 16.208 auf Larven beziehen, wobei in 3.830 Fällen Larven und Imagines einer Art gleichzeitig an Fundorten registriert wurden. Die Phänologiedaten sind recht gleichmäßig und repräsentativ auf die beiden Unterordnungen verteilt (Tab. 1). Auf 63 autochthone Ensifera entfallen 104.947 oder 45,1 % unserer Datensätze (im Mittel also 1.666 DS/Art), der Rest auf 77 Caelifera (127.456 DS = im Mittel 1.655 DS/Art). Unsere phänologischen Daten verteilen sich aber sehr ungleichmäßig auf einzelne Zeiträume und Höhenstufen, was Probleme bei der Analyse raum-zeitlicher Muster bedingt (Tab. 1, 3). Wie aus Tab. 1 zu ersehen ist, stammt der allergrößte Teil der Daten aus der subrezenten (1980 bis 1999 – 24,5 %) und v. a. der rezenten Periode (2000-2016 – 74 %) und dominieren Phänologiedaten aus der planar/collinen (unter 500 m – 67,4 %) und submontanen Stufe (500 bis 999 m – 21,7 %).

Beziehungen zwischen dem jahreszeitlichen Auftreten und der Höhenlage (Kap. 5) lassen sich in unserem Material zumindest für den Zeitraum ab 1980 wegen des großen Datenumfangs (Tab. 1) nicht nur für die Hauptgruppen, sondern auch für einzelne Höhenubiquisten grundsätzlich gut analysieren. Unsicherheiten, die durch die räumlich-zeitliche Heterogenität des Datenbestandes entstehen (Tab. 1, 3), sind allerdings schwierig auszugleichen. Um allgemeine phänologische Trends darzustellen, beschränke ich mich darauf, das Datenmaterial seit 1980 zusammenzufassen und für Vergleiche Mittel- und Streuwerte für die schon im Teil Höhenverbreitung (s. LANDMANN, dieses Buch) verwendeten sechs Höhenstufen von der planar/collinen bis in die alpine und hochalpine Stufe bzw. für je 250 Höhenmeter umfassende Höhenstufen zusammenzufassen. Auf eine weitere zeitliche und räumliche Differenzierung innerhalb Österreichs wird verzichtet.

Um allfällige Veränderungen in der Phänologie von Gruppen und Arten im Zusammenhang mit der Klimaerwärmung analysieren zu können (Kap. 6), ist ein Vergleich der subrezenten und rezenten Periode, die für eine feinere Analyse nochmals in je zwei 8-10jährige Subperioden (1980 bis 1989, 1990 bis 1999, 2000 bis 2008, 2009 bis 2016) unterteilt wurden, besonders instruktiv. Dies deshalb, weil ab den 1980er Jahren die Erwärmung im Alpenraum besonders klar zunimmt. Interessant wäre aber auch ein Vergleich mit früheren Jahrzehnten (etwa den drei Jahrzehnten seit den 1950er Jahren), in denen im Alpenraum und Österreich etwa die Jahres- oder Sommermitteltemperaturen ohne starken Trend auf deutlich niedrigerem Niveau schwankten und insgesamt eher stagnierten, ja zum Teil sogar abnahmen (z. B. APCC 2014, ZAMG 2015). Für eine Analyse von Verschiebungen reichen dazu unsere Daten aus diesem Zeitraum, aber auch aus der ersten Subperiode ab 1980, auf Artniveau jedoch nicht aus (vgl. Tab. 3). Selbst der in Kap. 6 versuchte Vergleich auf der Ebene der beiden Unterordnungen (Abb. 11) ist mit größeren Unsicherheiten verbunden, wird aber dennoch gewagt.

Für eine rasche Übersicht über die saisonalen Schwerpunkte des Auftretens der einzelnen österreichischen Heuschreckenarten fasse ich die in den Artkapiteln dieses Buches näher diskutierten Artphänologien in einer einfachen tabellarisch-grafischen Übersicht zusammen (Tab. 2, Kap. 3). Als Maß für jahreszeitliche Präferenzen dient dabei die Nachweisfrequenz (Meldungsdichte) pro Monatsdekade in Relation zum gesamten phänologischen Datenmaterial der jeweiligen Art. Für die meisten Heuschreckenarten gibt es Nachweise von Imagines nur aus 4 (3-5) Monaten oder 12 (8-15) Monatsdekaden, die Nachweisdichte ist aber fast immer recht ungleichmäßig über den Zeitraum der Imaginalaktivität verteilt. Um Schwerpunkte zu indizieren, werden Monatsdekaden, aus denen mindestens 10 % der Nachweise vorliegen als Hauptaktivitätszeitraum und Dekaden mit mehr als 20 % als Massierungszeiten definiert. In diesen Phasen kann man eine Art in geeigneten Habitaten und Höhenlagen innerhalb des jeweiligen Verbreitungsgebiets mit hoher Wahrscheinlichkeit in geschlechtsreifem Zustand und vielfach auch in arttypisch höherer Abundanz antreffen. In Dekaden, aus denen 5 bis 10% der Nachweise einer Art vorliegen,

tritt diese zwar regional noch regelmäßig, aber meist doch in wesentlich geringerer Fundortdichte und Individuenzahl auf. Hingegen findet man adulte Tiere in Dekaden mit geringer Nachweisfrequenz (1 bis 5 %) u. U. nicht alljährlich oder nur lokal oder in geringer Zahl. In Dekaden schließlich, auf die weniger als 1 % aller Nachweise einer Art fallen, wird man in Österreich Imagines normalerweise nur vereinzelt oder ausnahmsweise und meist nur an Sonderstandorten oder in besonders günstigen Jahren und/oder im Flachland oder tieferen Lagen der Alpen antreffen. Auch wenn eine Differenzierung der Phänologiediagramme v. a. nach Höhenlagen sinnvoll wäre, beschränke ich mich aus pragmatischen Gründen in Tab. 2 auf eine Zusammenfassung der Daten aus ganz Österreich und aus allen Zeitperioden und verweise für Details auf die Artkapitel dieses Buches.

Ein besonderes Problem stellt die Analyse und Darstellung der Phänologie von Larven dar. Zwar ähneln bei hemimetabolen Insekten schon die jungen Larven den Imagines. Allerdings sind anfänglich die Flügelanlagen noch nicht sichtbar und die Geschlechtsorgane unterentwickelt. Junge Larven sind daher zwar meist zumindest einer Familie oder Gattung zuordenbar, aber bei vielen Arten noch kaum sicher artlich zu bestimmen. Auch ältere und große letzte Larvenstadien, die den Adulttieren immer ähnlicher werden und die bei den meisten Arten bei uns im Spätfrühling bis Frühsommer auftreten, können Schwierigkeiten bereiten. Sie sind zwar an der verdrehten Lage ihrer Flügelstummel noch gut als Larven erkenntlich (Abb. 2) und vielfach sicher anzusprechen. Bei Gruppen, deren Artbestimmung schon als Imago schwierig ist (z. B. Dornschrecken, „Heuhüpfer" der Gattung *Chorthippus* u. a.), sind sie aber u. U. selbst vom Kenner nur mit Unsicherheiten artlich zuzuordnen. Zudem ist bei manchen Arten, wie bei Dornschrecken oder Grillen, auch nicht auszuschließen, dass von weniger erfahrenen Meldern späte Larvenstadien mit Imagines verwechselt wurden. Aus diesem Grund liegen Larvendaten für viele Arten nur in recht geringer Zahl vor oder sind mit größeren Unsicherheiten behaftet und werden hier nur nebenbei betrachtet. In der tabellarisch-grafischen Übersicht (Tab. 2) zeige ich aber zumindest die Grenzdaten des Auftretens von Larven (erste bis letzte Larvenfunde auf Dekadenniveau) auf, allerdings ohne Differenzierung bezüglich Nachweisschwerpunkten oder Larvenstadien. Nähere Angaben dazu finden sich mitunter in einzelnen Artkapiteln dieses Buchs. Das in der Tab. 2 und beim Vergleich der summarischen Abb. 3 (Kap. 3) mit Abb. 5 (Kap. 4) ersichtliche Ausmaß der saisonalen Überschneidung im Auftreten larvaler und imaginaler Stadien ist aber instruktiv, weil daraus auch Hinweise auf Lebenszyklen und die, je nach Entwicklungsbiologie, Ökologie und Höhenverbreitung unterschiedlichen, Generationenabfolgen abgeleitet werden können. Diese können ja z. B. bei Grillen und Dornschrecken auch komplex ineinander verschachtelt sein (bivoltine Zyklen).

Zur Prüfung von Unterschieden phänologischer Muster zwischen verschiedenen Gruppen, Räumen und Zeiten beschränke ich mich auf einfache statistische Testverfahren.

Abb. 2: Mit der Eiablage (links), die auch in den Bergen noch spät im Jahr erfolgen kann, beginnt der meist einjährige Lebenszyklus unserer Feldheuschrecken. Nach einer winterlichen Eidiapause und dem Schlupf im Frühjahr verwandelt sich das letzte von 4-5 Larvenstadien (rechts) im Frühsommer in das geschlechtsreife Tier. Die Bestimmung von älteren Larven ist zwar bei typischen Arten, wie dem Bunten Grashüpfer, gut möglich, aber mitunter trickreich. *Omocestus viridulus* (links: Eiablage in feuchtes Moos zwischen Zwergsträuchern, 24.9.2006, Ahornboden – Karwendelgebirge/T – 1220 m, Foto: M. Loner; rechts: Nymphe 19.7.2012, Gleirschtal – Karwendelgebirge/T – 1250 m, Foto: S. Hoelscher).

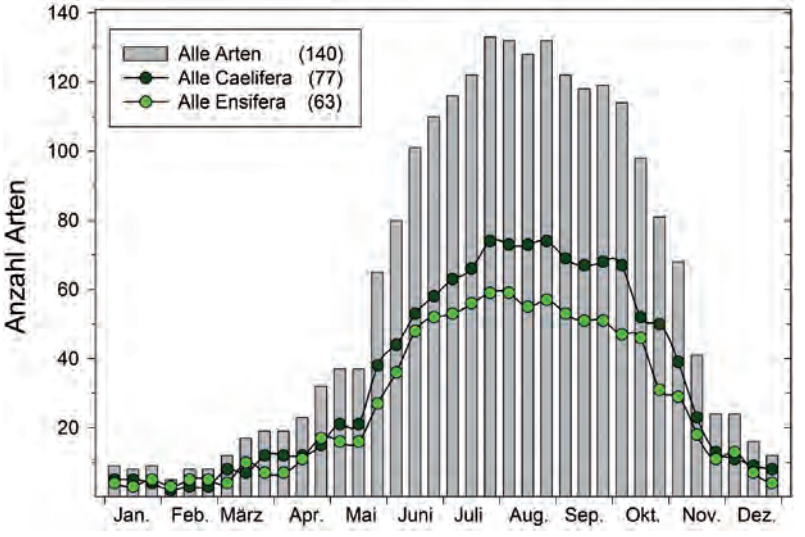


Abb. 3: Saisonaler Verlauf der Artenvielfalt imaginaler Heuschrecken in Österreich. Anzahl der pro Monatsdekade seit 1850 mindestens einmal festgestellten Arten bzw. Angehöriger beider Unterordnungen.

3. Phänologie-Kalender und Phänologietypen österreichischer Heuschrecken

Detailliertere Einzelstudien zum jahreszeitlichen Auftreten von Heuschrecken gibt es aus Österreich bisher nur aus dem pannonischen Raum (KALTENBACH 1962, SÄNGER 1980) und nur aus der Periode 1 (vor 1980). Neuere regionale Übersichten existieren aber für Ostösterreich (ZUNA-KRATKY et al. 2009) und Tirol (LANDMANN & ZUNA-KRATKY 2016), in grober Form auch in Lokalfaunen (z. B. Kaisergebirge/T – SMETTAN 1986, Südburgenland – LEDERER 2004).

In der nachstehenden Tabellenübersicht (Tab. 2) fasse ich daher das jahreszeitliche Auftreten der Larven und Imagines von 140 österreichischen Arten zusammen, wobei für die Imagines auch saisonale Schwerpunkte auf Dekadenniveau quantifiziert sind. Wie erwähnt (Kap. 2), wird auf eine Differenzierung nach Zeitperioden, Regionen und Höhenstufen dabei verzichtet, diese erfolgt aber zum Teil in den Kapiteln 5 und 6. Die Tabellenwerte sind also nur als grobe Näherungen und als summarische Werte für ganz Österreich zu sehen. Auch auf eine detaillierte Diskussion der Inhalte der Tab. 2 muss hier aus Platzgründen verzichtet werden. Ich beschränke diese daher auf eine saisonale Bilanz der Artenvielfalt (Abb. 3) und auf eine Zuordnung der heimischen Arten zu Phänologietypen und verweise für weitere Details auf die Artkapitel dieses Buches.

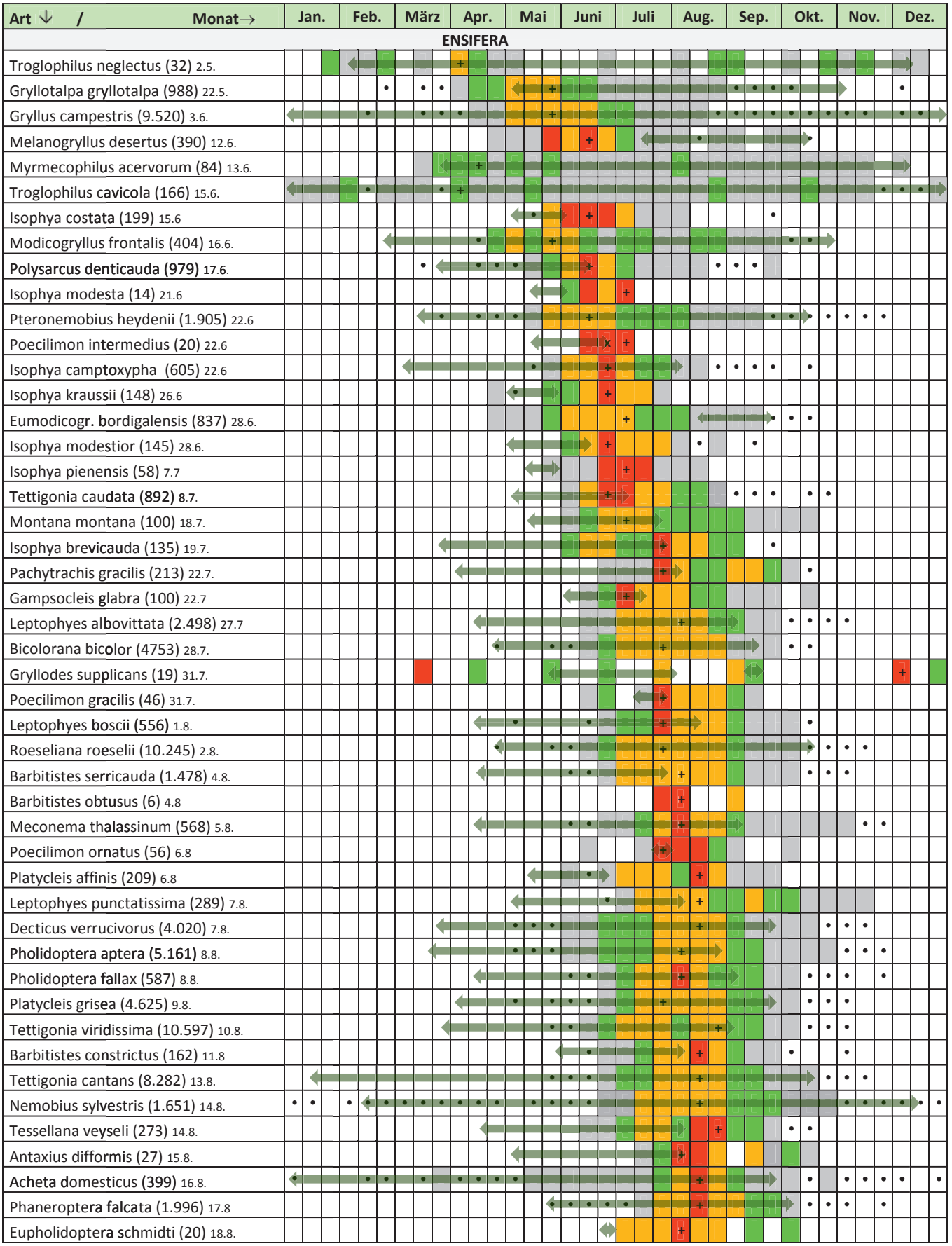
Auf Grund der unterschiedlichen Entwicklungsstrategien und Enzwicklungszyklen der einzelnen Heuschreckengruppen (vgl. INGRISCH 1998) und weil biologische Prozesse generell auch innerartlich variabel sind und durch stochastische Ereignisse, wie etwa extreme Wetterlagen in Einzeljahren, modifiziert werden können, liegen uns aus allen Monaten und Monatsdekaden des Jahres Nachweise zumindest einzelner Imagines verschiedener Heuschreckenarten vor (Abb. 3). Selbst in den Hochwintermonaten Januar und Februar gibt es aus jeder Dekade Nachweise von acht bis neun Arten oder etwa 6 % der heimischen Orthopterenfauna (Tab. 2). Dabei handelt es sich einerseits um Individuen subteran oder in Gebäuden lebender Arten (Höhlenschrecken, Heimchen), andererseits um Arten, die als Larven oder Imagines überwintern und mitunter früh im Jahr imaginal auftreten (Grillen, Dorn- & Grabschrecken, *Anacridium aegyptium*, *Aiolopus strepens*). Zum dritten aber sind darunter auch einige häufige einjährige und frostharte *Chorthippus*-Arten oder die Rote Keulenschrecke, die vereinzelt in Extremjahren an besonders geschützten Plätzen oder Sonderstandorten bis in den Spätwinter leben oder gar überwintern (etwa ZUNA-KRATKY et al. 2008). Noch im Dezember gesellen sich zu diesen Arten vereinzelt auch bis zu einem Dutzend weitere Spezies (24 Arten sind noch in der ersten, 12 noch in der letzten Dezember-Dekade nachgewiesen), darunter auch „normale" Hoch- bis Spätsommerarten, die in günstigen Einzeljahren immer wieder einmal den „Herbst ihres Lebens" verlängern, und das auch im Gebirge (s. dazu Angaben in Kap. 5).

Im Frühjahr steigt die Artenzahl vom März bis Mitte Mai recht langsam an, wobei als Larven und Imagines überwinternde Arten nach wie vor den Löwenanteil und Ensifera relativ höhere Anteile stellen (inklusive der

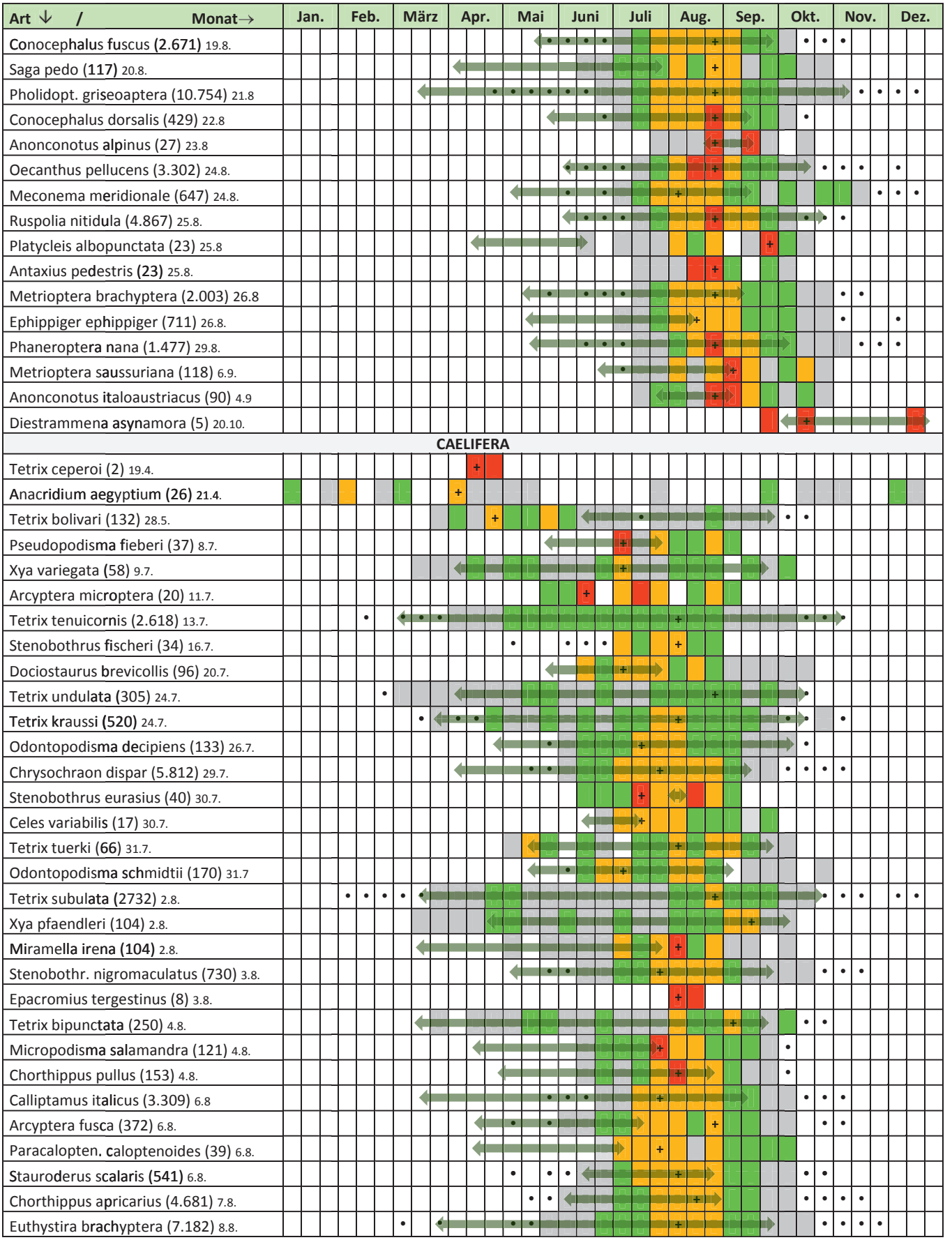
Tab. 2: Phänologiekalender der 140 österreichischen Heuschreckenarten. Jahreszeitliches Auftreten und saisonale Schwerpunkte (Monatsdekaden = 1.-10., 11.-20., 21.-30./31. des Monats) von Alttieren (Imagines) und Abgrenzung der Freilandfunde von Larven (früheste bis späteste Nachweise). Die Daten sind aus allen Zeitperioden, Regionen und Höhenlagen zusammengefasst und können daher für bestimmte Orte nur als Näherungswerte dienen. Für die Darstellung der saisonalen Frequenzen und der Larvenfunde wurden auch Meldungen mit exaktem Datum aber ohne Angabe der Meereshöhe berücksichtigt, die Medianwerte beziehen sich nur auf Meldungen mit exakten Fundortangaben (vgl. Tab. 1). Die Arten sind innerhalb der beiden Unterordnungen nach dem Median ihres saisonalen Auftretens aufsteigend geordnet.

Legende: ▪ = <1 % der Datensätze (DS) einer Art stammen aus der jeweiligen Dekade; ■ = 1 bis <5 % der DS; ■ = 5 bis <10 % der DS; ■ = 10 bis <20 % der DS; ■ = ab 20 % der DS; + = Dekade mit den meisten Nachweisen. ◀▬▶ = Zeitraum, aus dem Meldungen von Larven vorliegen (= Dekaden vom ersten bis zum letzten Nachweis). Neben dem Artnamen (in Klammer): Zahl der Datensätze, danach: Datum des Medians.

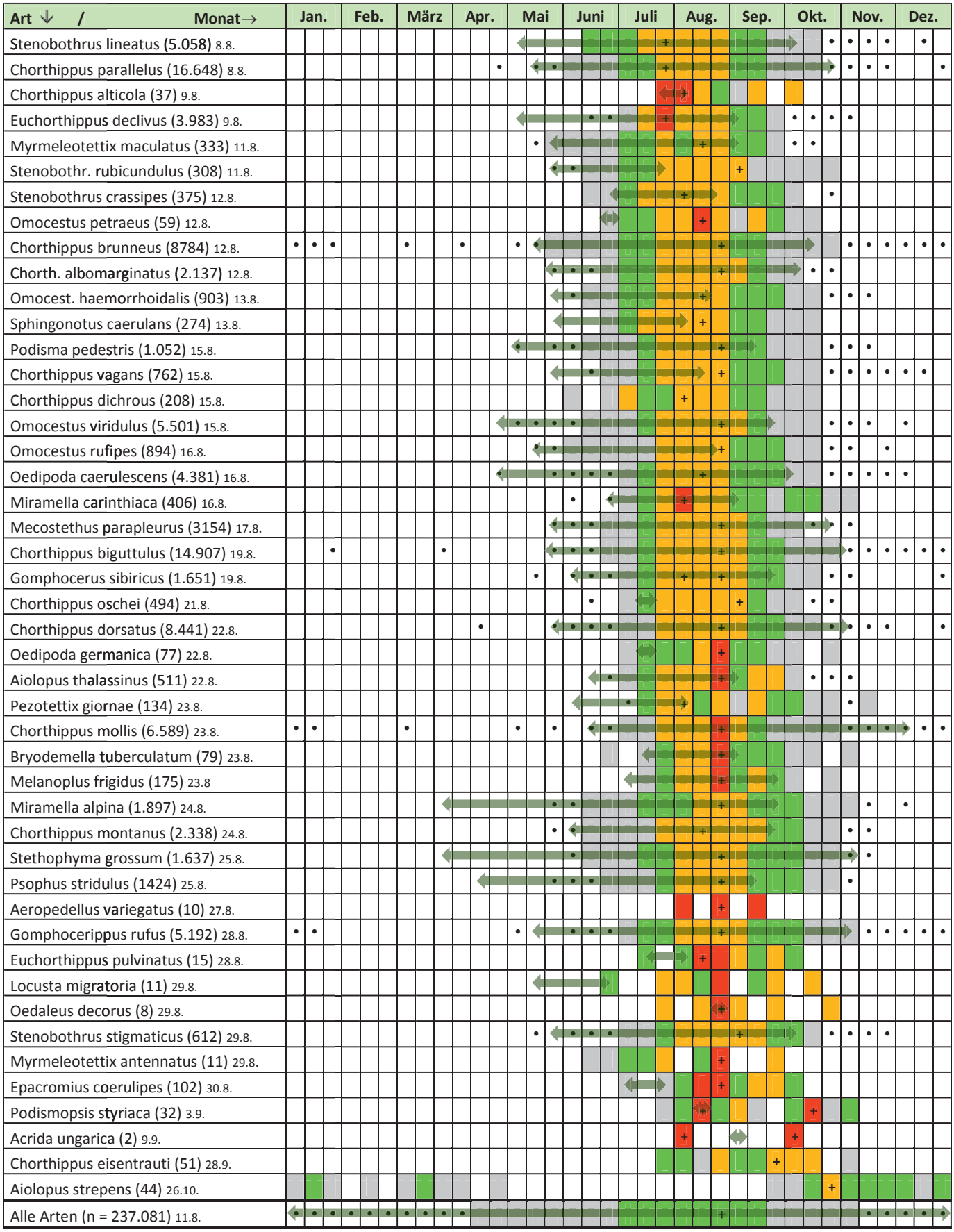
Tab. 2:


Art ↓ / Monat→
Jan.
Feb.
März
Apr.
Mai
Juni
Juli
Aug.
Sep.
Okt.
Nov.
Dez.
ENSIFERA
Troglophilus neglectus (32) 2.5.
Gryllotalpa gryllotalpa (988) 22.5.
Gryllus campestris (9.520) 3.6.
Melanogryllus desertus (390) 12.6.
Myrmecophilus acervorum (84) 13.6.
Troglophilus cavicola (166) 15.6.
Isophya costata (199) 15.6
Modicogryllus frontalis (404) 16.6.
Polysarcus denticauda (979) 17.6.
Isophya modesta (14) 21.6
Pteronemobius heydenii (1.905) 22.6
Poecilimon intermedius (20) 22.6
Isophya camptoxypha (605) 22.6
Isophya kraussii (148) 26.6
Eumodicogr. bordigalensis (837) 28.6.
Isophya modestior (145) 28.6.
Isophya pienensis (58) 7.7
Tettigonia caudata (892) 8.7.
Montana montana (100) 18.7.
Isophya brevicauda (135) 19.7.
Pachytrachis gracilis (213) 22.7.
Gampsocleis glabra (100) 22.7
Leptophyes albovittata (2.498) 27.7
Bicolorana bicolor (4753) 28.7.
Gryllodes supplicans (19) 31.7.
Poecilimon gracilis (46) 31.7.
Leptophyes boscii (556) 1.8.
Roeseliana roeselii (10.245) 2.8.
Barbitistes serricauda (1.478) 4.8.
Barbitistes obtusus (6) 4.8
Meconema thalassinum (568) 5.8.
Poecilimon ornatus (56) 6.8
Platycleis affinis (209) 6.8
Leptophyes punctatissima (289) 7.8.
Decticus verrucivorus (4.020) 7.8.
Pholidoptera aptera (5.161) 8.8.
Pholidoptera fallax (587) 8.8.
Platycleis grisea (4.625) 9.8.
Tettigonia viridissima (10.597) 10.8.
Barbitistes constrictus (162) 11.8
Tettigonia cantans (8.282) 13.8.
Nemobius sylvestris (1.651) 14.8.
Tessellana veyseli (273) 14.8.
Antaxius difformis (27) 15.8.
Acheta domesticus (399) 16.8.
Phaneroptera falcata (1.996) 17.8
Eupholidoptera schmidti (20) 18.8.

Tab. 2: Fortsetzung



Tab. 2: Fortsetzung



Grylloidea, die großteils als Frühlingsarten zu gelten haben). Noch in der zweiten Mai-Dekade ist aber bislang erst ein Viertel (37) der österreichischen Arten zumindest vereinzelt im Feld angetroffen worden. Ein wirklich markanter Anstieg der Artenzahl erfolgt dann aber plötzlich gegen Ende Mai (65 Arten) und schon Anfang Juni ist dann mehr als die Hälfte der heimischen Arten in einzelnen Landesteilen oder Jahren präsent (in Summe 80 Arten in der 1. Juni-Dekade – vgl. Abb. 3).

Die eigentliche „Heuschreckensaison" beginnt also erst im späteren Frühjahr und der österreichische Heuschreckenfreund mag dann mit Goethe (Reineke Fuchs) jubilieren. *„Pfingsten das liebliche Fest war gekommen…"*, denn jetzt *„grünen und blühen"* nicht nur *„Feld und Wald"*, sondern werden auch viele Nymphenhäute von Frühlings- und Frühsommerarten gesprengt (s. Abb. 3, Abb. 5, 6 in Kap. 4). Allerdings steigt die Artenzahl bis in den späten Juli nochmals kräftig an (95 % aller Arten adult nachgewiesen). Sie bleibt, auch wenn schon im September viele Arten merklich weniger häufig sind (Tab. 2), dann noch überraschend lange, bis Anfang Oktober, auf einem hohen Niveau, denn noch in der ersten Oktober-Dekade haben wir insgesamt 114 (81 %) der österreichischen Arten als Imago festgestellt. Dies ist u. a. damit zu erklären, dass zwar frühe Arten, wie die meisten Grillen oder die Plumpschrecken der Gattung *Isophya*, ab September kaum mehr gefunden werden, dafür aber späte Arten vielfach noch in größeren Dichten aktiv sind. Zwar geht die Artenzahl danach rasch und kontinuierlich zurück, das Niveau von Mitte Mai wird aber erst Ende November mit den ersten andauernden Frösten unterschritten (Abb. 3).

Insgesamt gipfelt also die saisonale Artenvielfalt in Österreich klar im Hochsommer, unsere heimische Heuschreckenfauna ist aber deutlich stärker „herbst-" als „frühlingsbetont".

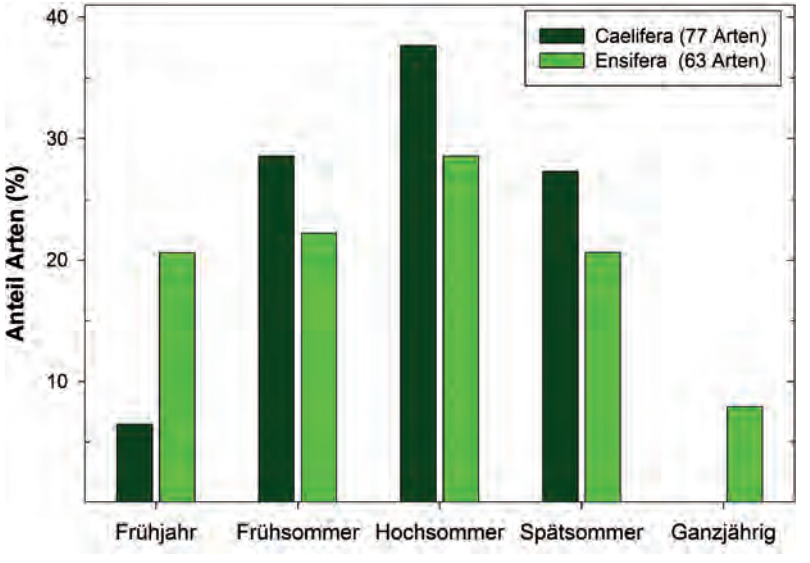


Abb. 4: Verteilung der österreichischen Heuschreckenarten auf Phänologietypen (s. Text).

Im Detail gibt es aber in den Schwerpunkten des Auftretens einzelner Gruppen und Arten erhebliche Unterschiede, und man kann – zwanglos – die heimischen Arten in mehrere Phänologie-Haupttypen unterteilen (Abb. 4).

„Frühlingsarten" haben als Imagines Mediane des Auftretens vor oder in der frühen ersten Juli-Dekade und ihre Aktivitätshöhepunkte bzw. ihre höchsten Nachweisfrequenzen im Mai bis Juni. Sie treten als Imagines selten nach August auf, es sei denn, es handelt sich um Individuen einer zweiten Generation, wie bei manchen Dornschrecken oder Grillen (Tab. 2).

Zu den Frühlingsarten zählen immerhin 20 % der Ensifera (13 Arten, v. a. Grillen, Plumpschrecken), aber nur wenige Caelifera (5 Arten, 6,5 %).

„Frühsommerarten" haben meist Mediane zwischen 5. (10.) Juli bis 5. (10.) August und deutliche Schwerpunkte ihres Auftretens von der dritten Juni-Dekade bis spätestens in die erste August-Dekade. Viele Arten dieser Gruppe treten zumindest regional oft schon Ende Mai bis Mitte Juni regelmäßig in mittlerer Frequenz auf und sind bereits im September kaum mehr oder deutlich seltener zu finden. Zu den „Frühsommerarten" zähle ich hier auch einige Arten mit recht späten Medianen in der ersten Augustwoche und Aktivität bis in den Oktober, die aber selbst in höheren Lagen öfters schon Ende Juni/Anfang Juli recht präsent sind, wie etwa *Roeseliana roeselii*, *Barbitistes serricauda*, *Stauroderus scalaris*, *Chorthippus apricarius*, *Euthystira brachyptera* oder *Stenobothrus lineatus* (vgl. dazu Phänologiedaten aus Tirol in LANDMANN & ZUNA-KRATKY 2016). Insgesamt zählen etwa ein Viertel der österreichischen Ensifera (14 Arten) und Caelifera (22 Arten) zu den Frühsommerarten.

Ein Drittel (47) der heimischen Heuschrecken kann man als echte **„Hochsommerarten"** bezeichnen. Diese haben Mediane ihres Auftretens zwischen dem (5.) 10. bis 20. (24.) August, aus dem für diese Arten meist auch über 50 % aller Meldungen stammen. Arten dieser Gruppe treten selten vor Anfang/Mitte Juli als Imagines auf, erreichen noch bis Mitte/Ende September hohe Nachweisfrequenzen, sind aber nach Mitte Oktober kaum mehr präsent. Ein derartiges Muster ist einerseits typisch für Charakterarten der Subalpin- und Alpinstufe, wie *Podisma pedestris*, *Omocestus viridulus*, *Gomphocerus sibiricus* oder *Chorthippus alticola*, andererseits für thermophile Laubheuschrecken (z. B. *Tettigonia viridissima*, *Platycleis grisea*, *Tessellana veyseli*) sowie für stark xerothermophile Lebensraumspezialisten unter den Knarr- & Ödlandschrecken (*Calliptamus*, *Sphingonotus*,

Oedipoda) und Feldheuschrecken (z. B. *Arcyptera*, *Stenobothrus*, *Omocestus*, *Chorthippus vagans*). Unter diesen Ökotypen gibt es aber auch Arten, die saisonal noch später „eingenischt" sind.

Diese bezeichne ich daher als **„Spätsommer-** bis **Herbstarten"**.

Die 34 Arten dieser Gruppe haben Mediane erst ab der 3. August-Dekade (meist erst nach dem 24.8.) und treten noch regelmäßig – u. U. auch in höheren Lagen – in mittlerer bis höherer Frequenz bis mindestens Mitte September, öfters aber noch bis Anfang Oktober auf. Sie sind in Normaljahren in geringer Dichte nicht selten sogar bis in den November aktiv (>15 % der Datensätze ab der 3. September-Dekade oder später), aber kaum vor Ende Juli als geschlechtsreife Tiere zu finden. Neben Gebirgsarten wie *Anonconotus*, *Metrioptera brachyptera*, *Melanoplus frigidus*, *Miramella alpina*, *Aeropedellus variegatus*, *Podismopsis styriaca* und *Pseudochorthippus montanus*, für die ein spätes Auftreten mit Höhepunkten im Gebirgshoch- bis Spätsommer und ein rasches Verschwinden im Oktober typisch ist, und neben einigen besonders thermoxerophilen Arten wie *Ephippiger ephippiger*, *Psophus stridulus*, *Stenobothrus stigmaticus* oder *Chorthippus eisentrauti*, gehören dazu auch einige Feuchtgebietsarten wie *Conocephalus dorsalis*, *Ruspolia nitidula*, *Stethophyma grossum* oder – nochmals – *Metrioptera brachyptera* und *Pseudochorthippus montanus*. Diese profitieren z. T. wohl vom milden Mikroklima, das in ihren Lebensräumen wegen der hohen Wärmekapazität des Wassers erst spät im Jahr verfügbar ist, dann aber lange anhält. Mikroklimatische Faktoren dürften auch die späten Aktivitäten (semi)synanthroper Arten wie *Meconema meridionale*, *Pholidoptera griseoaptera*, *Phaneroptera nana* oder *Oecanthus pellucens* erklären (vgl. Tab. 2).

Natürlich sind derartige Zuordnungen von Arten zu einem Phänologietypus in einigen Fällen zu grob schematisch, können von Region zu Region variieren und die Übergänge von einem Typ zum anderen sind bei manchen Arten unscharf. Bei Arten, von denen wir nur wenige Phänologiedaten haben (z. B. bei 21 Arten <30 Datensätze, s. Tab. 2) sind die Zuordnungen zudem mit größeren Unsicherheiten behaftet und als vorläufig zu betrachten.

Schließlich sind fünf Arten, die überwiegend oder ausschließlich subterran und/oder in Gebäuden leben (die beiden Höhlenschrecken, die Gewächshausschrecke, die Ameisengrille und das Heimchen) bei entsprechender Suche wohl (fast) **ganzjährig** sowohl als Imagines als auch als Larven nachzuweisen und daher nicht sinnvoll einem Phänologietypus zuzuordnen (Abb. 4, Tab. 2).

4. Lebenszyklen und Larvenphänologie

Das jahreszeitliche Auftreten ektothermer Organismen wird in gemäßigten bis kühlen Breiten und größeren Höhen überwiegend von äußeren klimatischen Zwängen bestimmt, denn die Zeit für Wachstum, Entwicklung und Fortpflanzung ist dort limitiert. Um eine möglichst exakte Einpassung der einzelnen Entwicklungsstadien und deren Wachstums- und Aktivitätsphasen in den Jahreslauf zu gewährleisten, haben sich bei heimischen Heuschrecken – wie erwähnt – je nach phylogenetischen und physiologischen Voraussetzungen unterschiedliche Lebenszyklen entwickelt. Diese reichen von spontaner Entwicklung ohne Entwicklungsruhe vom Ei bis zur Imago in einer Vegetationsperiode (manche Grillen und *Tetrix*-Arten) über den klassisch univoltinen Zyklus mit Eiablage im Herbst, Eiruhe im Winter, Larvenschlupf im Frühjahr und Imaginalreifung im Sommer (ein Großteil der heimischen Arten), über einjährige Zyklen mit Larven- oder Imaginalruhe im Winter (Grillen, Dornschrecken, manche Acrididae) bis hin zu komplexen Zyklen mit unter Umständen mehrjährigen Eidiapausen, etwa bei etlichen Laubheuschrecken (Übersicht bei INGRISCH 1998). Die Länge der Eidiapausen, der Eireifung und der Larvalphasen bzw. deren Wachstumsgeschwindigkeiten, Zahl und der Zeitpunkt ihres Auftretens im Freiland, variieren dabei aber auch innerhalb von Arten beträchtlich. Für uns „Älpler" besonders interessant und relevant ist dabei, dass diesbezüglich auch markante Änderungen entlang des Höhengradienten mehrfach untersucht und festgestellt wurden (z. B. DEARN 1977, DINGLE et al. 1990, CARRON 1996, BERNER et al. 2004, BERNER & BLANCKENHORN 2006).

Nachdem die individuelle Lebensdauer der Imagines vieler Arten nur sehr kurz ist, könnten aus den Mustern des saisonalen Auftretens von Larven u. U. klarere Rückschlüsse auf regionale Klima- und Standortverhältnisse und Entwicklungszwänge gezogen oder zumindest Hinweise auf gruppenspezifische Entwicklungszyklen und Lebensstrategien gewonnen werden als aus Imaginaldaten.

Wie erwähnt (Kap. 2), sind aber Larvendaten in unserem ja rein faunistischen Material eher unterrepräsentiert und aus methodischen sowie bestimmungstechnischen Gründen nur eingeschränkt und nur auf generellem Niveau (z. B. ohne Differenzierung einzelner Larvenstadien) phänologisch darstell- und interpretierbar. Ich beschränke mich daher nachstehend auf die Präsentation einfacher saisonaler und v. a. summarischer Muster.

Von 129 der 139 autochthonen Heuschreckenarten Österreichs gibt es zumindest vereinzelte Larvendaten. Der Status der 140. Art, der Ägyptischen Wanderheu-

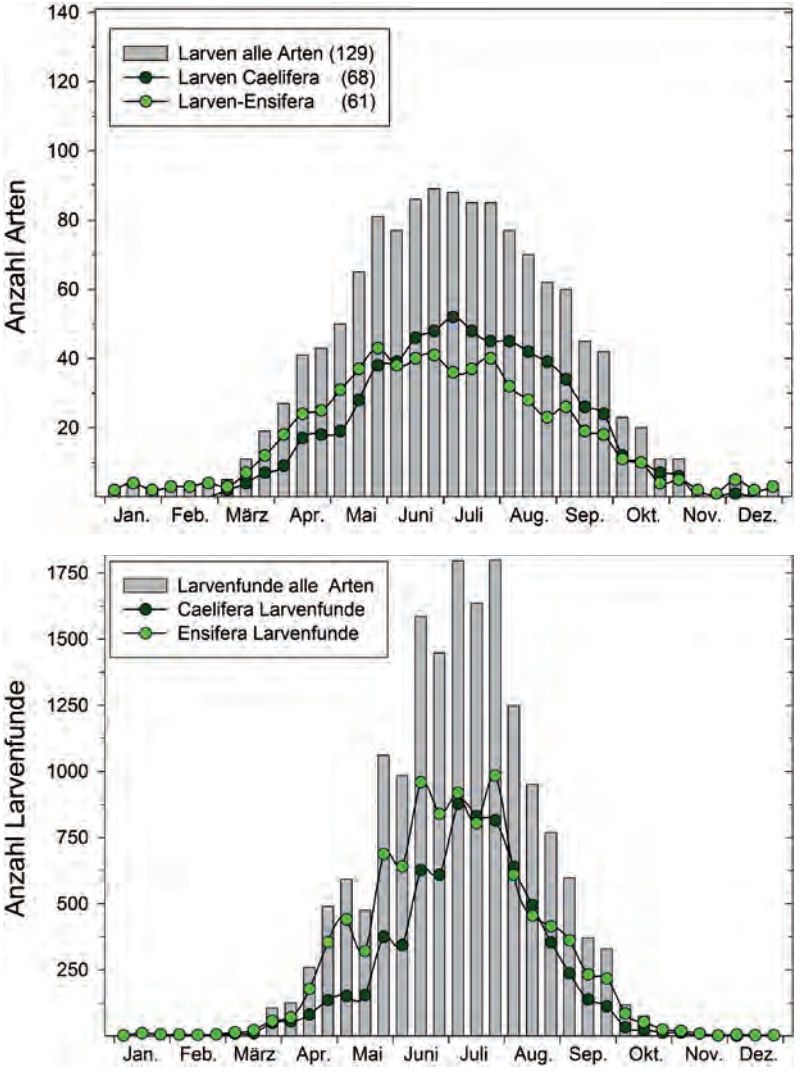


Abb. 5: Saisonale Entwicklung der Zahl der Heuschreckenarten, die in Österreich in den einzelnen Monatsdekaden in einem Larvenstadium angetroffen wurden (oben) sowie der Funddichte von Larven (Individuen aller Arten – unten).

schrecke *Anacridium aegyptium* ist unklar. Sie wird in Österreich überwiegend eingeschleppt, dürfte aber im Süden und Südwesten fallweise auch selbstständig einwandern, wobei unklar ist, ob einzelne Individuen bei uns auch Fortpflanzungsversuche unternehmen (s. Arttext).

Die Larvenmeldungen sind jedoch sehr ungleichmäßig über die Arten verteilt. Während wir von etwa einem Drittel der Arten (42) nur 1 bis 10 Larvendaten in unserer Datenbank haben, stellen allein die 9 Arten mit den meisten Funden (3 Laubheuschrecken, 1 Grille, 1 Dornschrecke, 4 Feldheuschrecken) fast die Hälfte aller Daten (45,8 %). Diese Arten bestimmen daher die in Abb. 5 dargestellten Muster stark mit, immerhin aber gehen dort von 28 weiteren Arten mindestens 100 oder mehr Larvendaten ein.

Vergleicht man die saisonale Entwicklung der Artenzahlen imaginaler Heuschrecken (Abb. 3) mit jener der Larven (Abb. 5), so lässt sich festhalten, dass: (1) der Anstieg im Frühjahr bei den Larven nicht nur etwa ein Monat früher einsetzt (wie zu erwarten), sondern auch kräftiger (steiler) ist, dass (2) die Höchstwerte der Artenvielfalt ebenfalls etwa ein Monat früher erreicht werden (Ende Juni vs. Ende Juli), (3), dass aber die Präsenz von Heuschreckenlarven in den österreichischen Landschaften im Herbst rascher und relativ früher schwindet als jene der Imagines. Beispielsweise reduziert sich von der ersten September-Dekade (noch Larven von 60 Arten nachgewiesen) bis zur ersten Oktoberdekade (23 Arten) die Zahl der als Larven angetroffenen Arten um fast zwei Drittel, bei den Imagines aber von der ersten Oktoberdekade bis zur ersten Novemberdekade nur um weniger als die Hälfte (114 vs. 68 Arten – vgl. Abb. 3). Ökologisch interessanter als vorstehende Zahlenspielereien ist aber (4) der Umstand, dass die Phänologiemuster zwischen Ensifera und Caelifera bei den Larven stärker divergieren als bei den Imagines. Während die Artenzahlen der Imagines sich bei beiden Gruppen weitgehend gleichsinnig entwickeln (Abb. 3), erreicht die Vielfalt im Feld im Larvenstadium feststellbarer Ensifera schon früh im Jahr (Ende Mai) ihren Höhepunkt, behält dieses Niveau aber bis Ende Juli bei. Bei den Caelifera hingegen steigt die über Larven nachweisbare Zahl der Arten vom Frühjahr bis zum Hochsommer langsam und konstant und fällt dann ähnlich gleichmäßig wieder bis Ende September, dann aber abrupt, ab (Abb. 5, oben). In diesen Unterschieden spiegelt sich meines Erachtens die insgesamt bei den Ensifera größere Vielfalt und Variation von sich saisonal überlagernden Entwicklungszyklen wider. Hingegen folgen – einmal abgesehen von den Grab- und Dornschrecken – die meisten mitteleuropäischen Kurzfühlerschrecken dem klassisch univoltinen Entwicklungszyklus (s. oben), der fast immer nur 4 bis 5 Larvenstadien umfasst und zu einem Höhepunkt der Imaginalreifung im Frühbis Hochsommer führt. Noch deutlicher äußert sich dieser Unterschied, wenn nicht die Zahl der Arten, die als Larven angetroffen werden, sondern die Gesamtzahl der Larvenmeldungen pro Dekade dargestellt wird (Abb. 5, unten).

Klarere Beziehungen zum Lebenszyklus lassen sich aber ableiten, wenn man für kleinere systematische Einheiten und für Artengruppen mit jeweils einigermaßen einheitlicher Entwicklungsstrategie Daten der Larvenphänologie einander gegenüberstellt (Abb. 6).

Trotz erheblicher Variabilität zwischen den Arten einer Gruppe und trotz Verzerrungen, die durch die Amalgamierung unterschiedlich großer Datensätzen einzelner Arten und durch die Summierung von Daten aus verschiedenen Jahren, Regionen und Höhenlagen unvermeidbar sind, unterscheiden sich die vier in Abb.

6 dargestellten Gruppen deutlich in den Schwerpunkten ihres saisonalen Auftretens als Larven.

Bei den Grillen, die zwischenartlich zwar recht unterschiedliche Entwicklungszyklen aufweisen, bei den freilebenden Arten aber überwiegend als ältere Larve oder Imago überwintern, bestimmen Daten der Feldgrille (68,8 %) und der Östlichen Grille (14,3 %) das Bild der Larvenphänologie in Abb. 6 sehr stark. Dieses ist gekennzeichnet durch einen kleinen Frühjahrsgipfel und einen starken Herbstgipfel, wenn diesjährige Individuen, die im Sommer aus den Eiern schlüpfen, auffälliger werden. Im späteren Herbst verschwinden dann aber die thermisch anspruchsvollen Grillenlarven rasch aus der Landschaft. Beispielsweise sind Larven des in Ostösterreich durchaus verbreiteten, besonders thermophilen Weinhähnchens, das mit 5,5 % am Datenstock der Abb. 6 beteiligt ist, bisher nur von Juni bis Oktober beobachtet worden (s. Tab. 2). Dies spricht unter mitteleuropäischen Verhältnissen für eine Überwinterung als Ei und langsame Larvenreifung im Frühjahr (vgl. dazu auch Angaben bei INGRISCH 1998).

Bei den Dornschrecken schlüpfen aus im Frühjahr bis Frühsommer gelegten Eiern noch im selben Jahr Larven. In dem in Abb. 6 verarbeiteten Material stellen drei Arten (Artkomplexe) den Löwenanteil (*Tetrix tenuicornis* 52,5 %, *T. bipunctata* agg. 19,5 %, *T. subulata* 12,3 %) und lassen sich neben einem klaren Hauptgipfel im Frühsommer auch mehrere kleinere Nebengipfel des Auftretens von Larven im Frühling und Spätsommer erkennen. Da *T. tenuicornis* v. a. als Larve, andere Arten wie *T. bipunctata* und *T. subulata* aber v. a. als Imago überwintern (vgl. INGRISCH 1998), stammt ein Großteil (80 %) der zeitigen Frühjahrsdaten (vor Mai) von Larven der Langfühler-Dornschrecke, die auch überproportional stark (70 %) am Spätsommergipfel beteiligt ist (= zweite in einem Jahr aktive Larvengeneration). Frühsommerdaten rühren hingegen in wesentlich stärkerem Ausmaß (>50 %) von Larven anderer Arten her, die offenbar überwiegend aus Eiern imaginal überwinternder und früh legender Tiere stammen.

Die Längen der Entwicklungszyklen der heimischen Beißschrecken (Decticinae) dürften nach Laborversuchen auch innerartlich stärker von Region zu Region (Höhenlage) und Jahr zu Jahr zwischen ein- und zweijährigen bis mehrjährigen Zyklen schwanken. Die Eier dürften aber doch in vielen Fällen eine Initialdiapause und Winterruhe durchlaufen. Wie dies in Abb. 6 zu sehen ist, treten die meisten Beißschrecken (unabhängig, ob nach ein- oder mehrjähriger Eiruhe) daher tendenziell eher recht früh im Jahr als Larven auf, wenn auch von Art zu Art zeitlich etwas unterschiedlich gelagert. So stammen über 80 % aller Larvenmeldungen von Beißschrecken aus dem Zeitraum 3. April- bis 1. Juli-

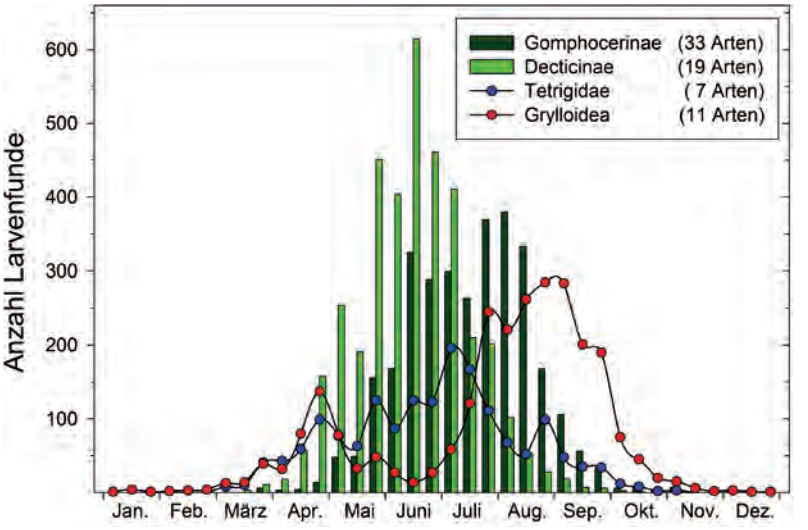


Abb. 6: Saisonale Entwicklung der Meldung von Larvenfunden pro Monatsdekade bei vier Heuschreckengruppen mit unterschiedlichem Entwicklungszyklus (Individuen aller Arten jeder Gruppe summiert: n = 3.596 Decticinae, 3.094 Gomphocerinae, 3.593 Grylloidea und 992 Tetrigidae). Der Anteil der jeweils häufigsten Art am Datenmaterial beträgt 37,0 % = *Pholidoptera griseoaptera*, 18,1% = *Gomphocerippus rufus*, 68,8 % = *Gryllus campestris* und 52,5 % = *Tetrix tenuicornis*.

Dekade, hingegen nur 11 % der Larvendaten aus dem Hoch- bis Spätsommer (3. Juli- bis 2. September-Dekade).

Deutlich anders verläuft die Nachweisfrequenz von Larven der kleinen Grashüpfer (Gomphocerinae). Diese schlüpfen in Österreich nach Eiüberwinterung offenbar überwiegend erst später im Jahr und/oder haben langsameres Larvenwachstum. Sie werden daher großteils erst im Frühsommer als Larven auffälliger (z. B. Abb. 2), ja sind oft noch bis in den Spätsommer larval präsent. So stammt bei den Arten der Unterfamilie Gomphocerinae fast die Hälfte (46,7 %) der Larvenmeldungen aus der 3. Juli- bis 2. September-Dekade und weniger als ein Viertel der Larvendaten aus dem Frühling (vor dem 21. Juni), aus dem aber 60 % der Meldungen von Beißschrecken-Larven kommen (vgl. Abb. 6).

Eine intensivere Sammlung von Larvaldaten, soweit wie möglich auch differenziert nach Larvenstadien, könnte also wertvolle Informationen liefern. Diese würden Daten aus Laboruntersuchungen, welche Naturverhältnisse ja höchstens angenähert simulieren können, ergänzen und modifizieren. Leider wurden derartige Sammelaktivitäten bisher in der „Feldorthopterologie" eher vernachlässigt, sodass ich mit diesem Beitrag durchaus auch eine Lanze für verstärkte „Larvologie" brechen möchte. Schließlich könnten ja dadurch vielleicht auch die „Entzugserscheinungen", die den echten Heuschreckenfreak nach einem langen, stridulationsfreien Winterhalbjahr plagen, etwas abgemildert werden.

5. Vom Steppensee ins Hochgebirge: Jahreszeitliches Auftreten in Höhenstufen

Unter dem Titel „Vom Großglockner zum Neusiedler See“ habe ich in diesem Buch (Seiten 87-110) ausführlich die Vertikalverbreitung der Heuschrecken Österreichs abgehandelt, die in einem Gebirgsland naturgemäß besonderes Interesse beanspruchen darf.

Wie sich zeigt, nimmt die Artenvielfalt der Heuschrecken zwar grundsätzlich mit der Meereshöhe ab, die Muster der Höhenverbreitung sind jedoch komplex und variieren auch innerhalb einzelner Gruppen und Arten in Abhängigkeit von regionalen bis lokalen Bedingungen, wie etwa der geographischen Lage, der generellen Massenerhebung eines Gebirgsstocks oder der Exposition von Standorten beträchtlich.

Allgemein ändern sich entlang des Höhengradienten eine Reihe physikalischer Umweltparameter, die für Heuschrecken und deren Entwicklungsstadien – und damit deren Phänologie – relevant sind, mehr oder weniger regelhaft. Hervorzuheben sind u. a.: (1) die Abnahme der mittleren Jahrestemperatur um grob 0,6°C pro 100 Höhenmeter, sodass etwa die mittlere Julitemperatur von ca. 18°C bei 300 m auf etwa 2°C in 3000 m absinkt; (2) die Zunahme des mittleren Jahresniederschlags um etwa 100 mm pro 100 Höhenmeter; (3) die Abnahme der mittleren jährlichen Bodentemperatur (ca. 0,3-0,4°C pro 100 Höhenmeter in etwa 1 m Tiefe); (4) die enorme Zunahme der Frosttage von etwa 20 bis 30 / Jahr bei 300 m auf >200 über der Waldgrenze; (5) die Abnahme der Sommertage von über 40 / Jahr in Tieflagen bis auf Null über der Waldgrenze; (6) die Zunahme der Tage mit Schneedecke von unter 100 bis auf 300 Tage pro Jahr in 3000 m sowie (7) die Zunahme der Einstrahlung, (8) die Zunahme der Bewölkungshäufigkeit und (9) höhere Windgeschwindigkeiten und Windfrequenzen (vgl. u. a. Daten in THURNER 1970, zit. REISIGL & KELLER 1987, KÖRNER 1999; s. auch Angaben in SAUBERER et al., dieses Buch).

Im Zusammenhang damit verändern sich natürlich auch für Heuschrecken wesentliche biotische Kennwerte, insbesondere die Dauer der Vegetationsperiode und das saisonale Nahrungsangebot. Allerdings werden gerade diese Faktoren besonders stark von anthropogenen Einflüssen (Düngung, Landnutzungsformen) und der Exposition beeinflusst, sodass dadurch Effekte des Großklimas und der Meereshöhe überspielt werden, u. a. weil sich damit auch das Mikroklima, das für die Lebensmöglichkeiten an einem Standort für Heuschrecken wichtiger sein dürfte, ändert (z. B. COXWELL & WHITMANN 1990). Dies kann dazu führen, dass selbst in Hochlagen Mikroklima- und Mikrohabitatnischen schon recht früh oder noch spät in der Saison verfügbar sind. So kann an begünstigten Standorten z. B. auch im Gebirge noch spät im Jahr eine artenreiche Heuschreckenfauna angetroffen werden, deren Individuen möglicherweise auch spezifische thermoregulatorische Verhaltensanpassungen haben und deren Ökotypen sich u. U. von Talpopulationen unterscheiden (vgl. TELLER & HASSELL 1999, SAMIETZ et al. 2009). Beispielsweise trafen wir 2010 noch Anfang Oktober im Tiroler Verwallgebirge in Höhenlagen zwischen 1850 und 2350 m nach vorangegangenen Frosttagen mit Schneefall an süd- bis ostorientierten Hängen 15 Heuschreckenarten in zum Teil guter Populationsdichte an (LANDMANN & ZUNA-KRATKY 2016; vgl. z. B. auch ILLICH & WINDING 1999, s. Abb. 16). An der Nordkette (Tiroler Karwendel) oberhalb von Innsbruck hat jüngst Elmar Gächter in Südexposition auf 1169 m Seehöhe noch am 15. Dezember 2016 stridulierende Männchen von *Gomphocerippus rufus* angetroffen, dies aber nach einer mehrtägigen Kälteperiode mit tiefen Frösten. Andrea Kuprian-Maier fand am Stefanitag (26.12.) 2016 bei mildem Wetter – aber nach Schneefall am Vortag! – auf der Bodensteinalm an der Nordkette sogar in 1680 m Höhe noch stridulierende Männchen und einzelne aktive Weibchen des Nachtigall-Grashüpfers *Chorthippus biguttulus* und am selben Berghang, aber 3,5 km weiter östlich, registrierte Elmar Gächter noch vier Tage später (30.12.) in 1400 m Höhe mindestens 5 singende Männchen und 1 Weibchen dieser Art – eine schöne Silvesterüberraschung für den Orthopterologen!

Andererseits sind der Anpassungsfähigkeit an Gebirgsbedingungen auch bei höhenflexiblen Arten u. U. durch phylogenetische Zwänge Grenzen gesetzt, wie dies BERNER et al. (2004) für *Omocestus viridulus* in der Schweiz gezeigt haben (s. auch INGRISCH 1995, CARRON 1996).

Es ist angesichts dieser Komplexität heikel, generelle Aussagen zum Einfluss der Höhenlage auf den Ablauf phänologischer Prozesse zu treffen und schwierig, anhand von faunistischem Material Kausalitätsanalysen durchzuführen.

Insgesamt ist aber selbstverständlich davon auszugehen, dass die Muster des saisonalen Auftretens von Heuschrecken Beziehungen zur Meereshöhe zeigen, und unser Datenmaterial bietet vielfältige Möglichkeiten, diese Bezüge darzustellen und zu analysieren.

In der Folge beschränke ich mich aber auf Imagines und auf eine summarische Betrachtung bzw. fokussiere auf Arten, die in Österreich weit verbreitet sind und potenziell über eine Höhenamplitude von über 2000 m verfügen, also ein großes Spektrum an Höhenstufen besiedeln können (robuste Höhenubiquisten – s. LANDMANN Kap. Vertikalverbreitung, dieses Buch).

Für die Darstellung der Veränderungen entlang des Höhengradienten sind in den Abb. 7-9 Phänologiedaten jeweils für 250 Höhenmeter umfassende Teilzonen innerhalb der schon im Kapitel Höhenverbreitung differenzierten Höhenstufen planar/collin, submontan, montan, subalpin und alpin zusammengefasst. Daten aus Höhen ab 2250 m werden in einer einzigen Stufe vereint, bei zu kleinem Datenmaterial habe ich fallweise auch Einzeldaten einer Stufe zu einer Nachbarstufe gerechnet (*Tetrix*, *Gryllus*, Catantopidae). Auf eine Differenzierung zwischen Teilregionen Österreichs (etwa nördlich vs. südlich des Alpenhauptkamms, Tiefland im Osten vs. Bergland im Westen) verzichte ich, weil es mir hier mehr um allgemeine Trends und Besonderheiten geht.

Wie die Abb. 7 für sämtliche mit Meereshöhe versehene exakte Phänologiedaten aller Arten (vgl. Tab. 1) zeigt, gibt es in Österreich sowohl bei Langfühler- als auch bei Kurzfühlerschrecken einen klaren und signifikanten Trend (r^2 = 0,92 Ensifera bzw. 0,72 Caelifera; p = jeweils <0,001) der Verzögerung des Erscheinens von Imagines mit der Meereshöhe. Die Ensifera erscheinen im Mittel von der tiefsten planar/collinen Stufe unter 250 m bis in die untere submontane Stufe (500 bis 750 m) jeweils signifikant (t-tests) um je zwei Tage pro Stufe später, danach verzögert sich der mittlere Nachweistermin bis in die obere Montanstufe (1250 bis 1500 m) noch viel stärker (6 bis 9 Tage pro 250 m-Stufe), tritt dann aber von der unteren Subalpin- bis in die Alpinstufe nur noch geringfügig später ein (nur zwei Tage Differenz zwischen 1500 und 1750 m und über 2250 m). Allerdings ist auch hier der Unterschied zwischen der Stufe der Waldgrenze (1750 bis 2000 m) und den darüber liegenden Zonen noch fast signifikant (p = 0,062).

Insgesamt liegt aber zwischen dem mittleren Nachweisdatum von Langfühlerschrecken in der tiefsten Stufe (= 29. Juli) und jenem der beiden Stufen über 2000 m (27. bis 28. August) ein ganzer Monat. Die Phänologiedaten der Kurzfühlerschrecken, die als Gruppe insgesamt später erscheinen, liegen zwischen den tiefsten und höchsten Lagen deutlich weniger stark, nämlich nur 19 Tage auseinander (mittleres Nachweisdatum unter 250 m = 5.8., über 2250 m = 24.8.). Außerdem gibt es bei den Caelifera nur bis in die mittlere Montanstufe jeweils signifikante Unterschiede zwischen den einzelnen 250 m-Stufen. Über 1250 m kommt es bei ihnen zu keiner signifikanten Verspätung der Phänologiedaten mehr, ja tendenziell sogar wieder zu einem früheren Auftreten (Abb. 7). Möglicherweise ist dieses Bild auf genetische und/oder entwicklungsphysiologische bis ethologische Anpassung (Plastizität) von Bergarten oder Höhenubiquisten zurückzuführen, die in

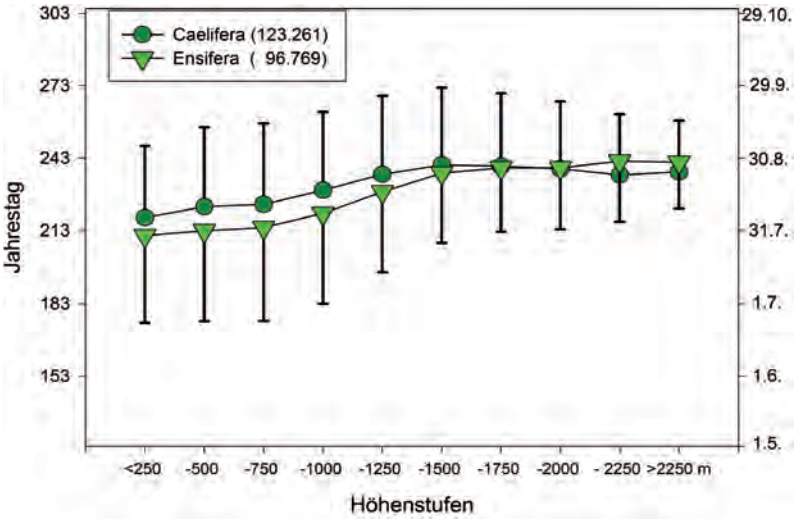


Abb. 7: Abhängigkeit des jahreszeitlichen Auftretens österreichischer Ensifera und Caelifera von der Höhenlage. Dargestellt sind Mittelwerte und Standardabweichungen der Jahrestage aller verfügbaren phänologischen Daten (n) von 63 Arten der Ensifera und 77 der Caelifera pro 250 m Höhenstufe. Zur Orientierung beigegeben sind Monatsdaten (rechte Ordinate).

höheren Lagen auf die verkürzte Vegetationsperiode und andere Umweltzwänge u. a. offenbar mit einer beschleunigten Ei- und Larvalentwicklung reagieren können (s. DINGLE et al. 1990, TELFER & HASSALL 1999, BERNER et al. 2004, SAMIETZ et al. 2005, BERNER & BLANCKENHORN 2006 – vgl. aber CARRON 1996).

Diese Interpretation wird gestützt, wenn aus beiden Unterordnungen nur Arten betrachtet werden (Abb. 8), die sich einerseits phylogenetisch nahe stehen (Vertreter je einer Unterfamilie) und die andererseits mit großer Höhenflexibilität ausgestattet und zudem in Österreich auch horizontal weit verbreitet sind (Höhenubiquisten i. w. Sinn; s. dazu LANDMANN, Kap. Vertikalverbreitung, dieses Buch und dort Höhenverbreitungsmuster in Tab. 1). Die bei beiden Gruppen fast gleichsinnige Entwicklung der Veränderungen des saisonalen Auftretens entlang des Höhengradienten ist meines Erachtens in dieser Dimension überraschend.

Bei den Beißschrecken (Decticinae) habe ich neben drei „echten" Höhenubiquisten (*Decticus verrucivorus*, *Pholidoptera aptera* und *Metrioptera brachyptera*) auch Daten von *Roeseliana roeselii* und *Pholidoptera griseoaptera*, die eine Höhenamplitude von über 2000 m aufweisen, mit bilanziert, obschon diese Arten doch deutliche Schwerpunkte in der collinen bis montanen Stufe haben und ab der höheren Montanstufe rasch seltener werden. Bei den sieben Grashüpferarten der Unterfamilie Gomphocerinae handelt es sich durchwegs um „Höhenubiquisten" im engeren Sinn, die in ganz Österreich verbreitet und meist häufig sind (*Euthystira brachyptera*, *Stenobothrus lineatus*, *Omocestus viridulus*, *Gomphocerippus rufus*, *Chorthippus biguttulus*, *Ch. brun-*

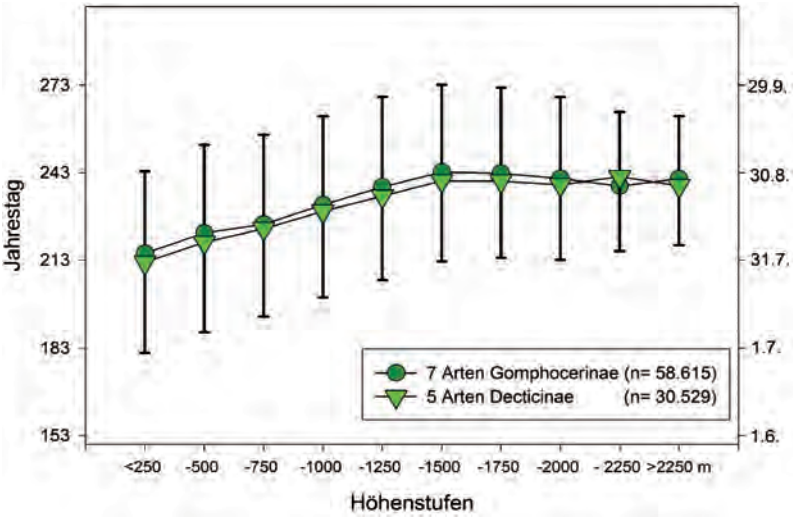


Abb. 8: Abhängigkeit des jahreszeitlichen Auftretens höhenflexibler Arten zweier Unterfamilien der Ensifera bzw. Caelifera von der Höhenlage. Dargestellt sind Mittelwerte und Standardabweichungen der Jahrestage aller verfügbaren phänologischen Daten (n) von fünf Beißschrecken- und sieben Grashüpferarten pro 250 m-Höhenstufe. Zur Orientierung beigegeben sind Monatsdaten (rechte Ordinate). Artensets und Details s. Text.

neus, *Pseudochorthippus parallelus*).

Zwar erscheinen auch die in Abb. 8 bilanzierten „Höhenubiquisten" beider Gruppen in höheren Lagen signifikant später (Zunahmetrend des Jahrestages mit der Höhe: r^2 = 0,81 bzw. 0,74: Decticinae bzw. Gomphocerinae; p = jeweils <0,001), es ist aber festzuhalten:

(1) Der Unterschied zwischen den Ensifera und Caelifera ist in jeder Höhenstufe gering (2 bis 3 Tage),

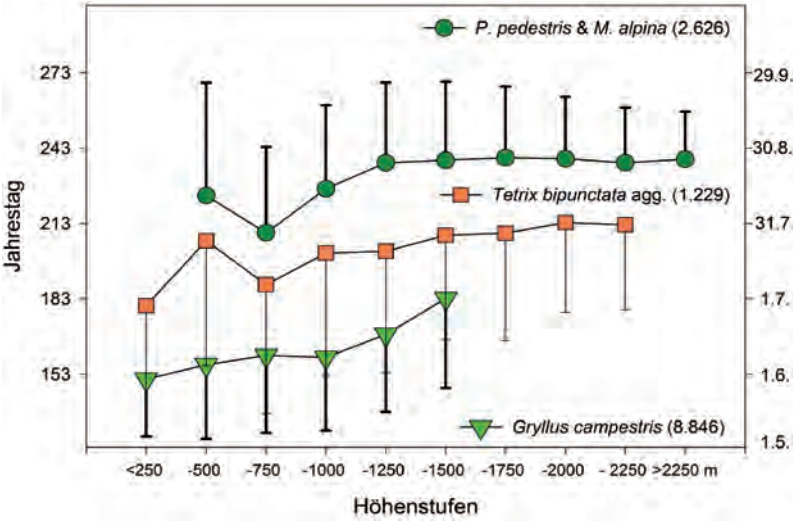


Abb. 9: Abhängigkeit des jahreszeitlichen Auftretens von der Höhenlage bei weiteren höhenflexiblen Arten zweier Unterfamilien der Caelifera (Catantopidae: *Podisma pedestris*, *Miramella alpina*; Tetrigidae: *T. bipunctata* & *T. kraussi*) sowie der Feldgrille (Gryllidae). Dargestellt sind Mittelwerte und Standardabweichungen der Jahrestage aller verfügbaren phänologischen Daten (n) pro 250 m Höhenstufe. Bei der Feldgrille sind 11 Datensätze über 1500 m in der Höhenstufe 1250 bis 1500 m, bei *P. pedestris* auch 2 Datensätze aus der Stufe <250 m in der darüber liegenden Höhenstufe inkludiert. Zur Orientierung beigegeben sind Monatsdaten (rechte Ordinate). Details s. Text.

(2) die Jahrtagsmittel unterscheiden sich von Stufe zu Stufe bei beiden Gruppen nur von der planar/collinen bis in die montane Stufe signifikant (meist 3 bis 5 Tage „Verspätung" pro 250 m-Stufe), (3) ab der höheren Montan- und Subalpinstufe (Stufe 1500 bis 1750 m bis Stufe >2250 m) ist weder bei den Beißschrecken noch bei den Grashüpfern ein signifikant verspätetes Auftreten in den höheren gegenüber den tieferen Stufen nachweisbar. Mit anderen Worten treten die „Höhenubiquisten" in der subalpinen Waldstufe offenbar auch nicht merklich früher auf als in der höheren Alpinstufe!

Insgesamt verzögert sich aber natürlich auch bei den Höhenubiquisten der mittlere Nachweistermin von den tiefsten Stufen (<250 m) bis in die Alpinstufe (>2000 m): Bei den Decticinae um etwa einen Monat (30.7. vs. 28.8.), bei den Grashüpfern liegt der späteste mittlere Beobachtungstermin in der Höhenstufe zwischen 1250 und 1500 m (30.8.) und damit ebenfalls fast ein Monat später als unter 250 m (4.8.). Er liegt bei den Gomphocerinae aber in der Alpinstufe teilweise sogar bis 5 Tage früher als in darunter liegenden Stufen (Mittelwert für Höhen zwischen 2000 und 2250 m = 25. August; n = 1.038 DS). Dieses „saisonale Vorrücken" des Auftretens der höhenflexiblen kleinen Grashüpfer von der oberen Montanstufe (1250 bis 1500 m) in die obere Subalpin- bis untere Alpinstufe (1750 bis 2000 m bzw. 2000 bis 2250 m) lässt sich sogar statistisch sichern (t-tests: 1250 bis 1500 m vs. 1750 bis 2000 m, t = 2,58, p = 0,010; 1250 bis 1500 m vs. 2000 bis 2250 m; t = 4,63, p <0,001). Möglicherweise gibt es also auch bei ektothermen Tierarten – so wie etwa bei endothermen Hochgebirgsvögeln – einen gewissen Zwang, im Gebirge schon relativ früh im Jahr bei u. U. nicht idealen äußeren Bedingungen aktiv zu werden, um gegen zu kurze Bergsommer gewappnet zu sein.

Die vorgenannten Tendenzen und Anpassungen lassen sich auch beim Vergleich der phänologischen Muster weiterer kälteharter Höhenubiquisten aus anderen systematischen Einheiten und mit unterschiedlichen Entwicklungszyklen ansatzweise zeigen (Abb. 9). Denn die jeweils zwei Arten aus den Familien der Knarrschrecken (Catantopidae) und Dornschrecken (Tetrigidae) verspäten sich gegenüber den Tieflagen nur bis in mittlere Lagen (unter 1000 bzw. 1250 m) signifikant, darüber aber können wir anhand der uns vorliegenden Phänologiedaten keine Verzögerung des Auftretens mit der Meereshöhe konstatieren. Der Unterschied zur thermophilen Feldgrille (Abb. 9), die zwar ökologisch recht plastisch, aber doch deutlich auf tiefere bis mittlere Lagen fokussiert ist, ist dabei auffällig. *Gryllus campestris* zeigt nicht nur einen signifikanten Trend der Verspätung mit zunehmender Meereshöhe (r^2 = 0,75). Sie wird über 1000 m, wo sie regional durchaus regelmäßig anzu-

treffen ist (s. Arttext, dieses Buch), im Mittel nochmals deutlich und hochsignifikant später registriert als in den tieferen Lagen ($p < 0{,}001$ vs. alle tiefere Stufen). In diesen gibt es z. B. zwischen der Stufe 500 bis 750 m und 750 bis 1000 m keinen signifikanten Unterschied im mittleren saisonalen Auftreten. Insgesamt beträgt der Unterschied im Mittelwert aller Phänologiedaten adulter Feldgrillen zwischen der tiefsten Stufe (<250 m = 30. Mai) und den Fundorten, die über 1250 m hoch liegen (1. Juli) zwar auch nicht viel mehr als ein Monat, für die 11 Beobachtungsdaten über 1500 (bis 2000 m) aber dann schon fast 2 Monate (23.7.)

6. Phänologie im Wandel: Effekte der Klimaerwärmung?

Nach Böhm et al. in APCC (2014), ist in Österreich die mittlere Jahrestemperatur seit 1880 um fast 2°C gestiegen. Dies ist für diesen Zeitraum etwa doppelt so viel wie die globale Erhöhung von 0,85°C und macht das Studium der Entwicklung von Phänologiedaten aus dem Alpenraum besonders interessant. Vor allem in der durch Heuschreckendaten zunehmend besser abgedeckten Periode ab 1980 hat sich der Erwärmungstrend in Österreich und im Alpenraum gegenüber dem globalen Anstieg überdurchschnittlich stark fortgesetzt (1°C vs. etwa 0,5°C; s. auch ZAMG 2015), allerdings seit der Jahrtausendwende deutlich abgedämpft, denn seit Ende des 20. Jahrhunderts trat ein Plateaueffekt (Hiatus-Effekt) ein, dessen Gründe bei Klimaforschern umstritten sind. Auch wenn in den letzten 16 Jahren in Summe keine deutliche Temperaturerhöhung mehr stattfand, sind der Jahrhundertsommer 2003 und das gerade in den letzten Jahren (auch 2015, 2016 waren überdurchschnittlich warm) späte Einsetzen einer Schneedecke im Winter sowie warme Spätherbsttage, für viele Heuschreckenkundler besonders markant in Erinnerung, ja mögen sogar zu einer relativ verstärkten späten Kartiertätigkeit etwa gegenüber den 1990er Jahren beigetragen haben (s. Tab. 3). Auch die für Heuschrecken möglicherweise besonders wichtige jährliche Sonnenscheindauer hat in den letzten 130 Jahren an den Bergstationen der Alpen zugenommen (um rund 20 %) und die Zunahme war im Sommerhalbjahr stärker ausgeprägt als im Winterhalbjahr, wenn es auch zwischen 1950 und 1980 eine deutliche Abnahme der Sonnenscheindauer gerade im Sommer gab. Hingegen zeigt die Entwicklung der Niederschlagssummen in den letzten 150 Jahren mit einer Zunahme in Westösterreich (v. a. Tirol, Vorarlberg: ca. 10 bis 15 %) aber mit einer ähnlich starken Abnahme im Südosten, deutliche regionale Unterschiede (vgl. Böhm et al. in APCC 2014, ZAMG et al. 2015). Insgesamt sind die Entwicklungen aber gerade im Alpenraum auch kleinräumig und von Jahr zu Jahr recht heterogen und schwer über einen Kamm zu scheren.

Wie auch immer, grundsätzlich ist davon auszugehen, dass die vorstehend kurz skizzierte Klimaentwicklung der letzten Jahrzehnte sich auf thermisch anspruchsvolle Heuschrecken ausgewirkt hat. Denkbar sind, neben entwicklungsphysiologischen Effekten (z. B. Willot & Hassall 1998), die mit faunistischen Daten nicht näher analysierbar sind, Auswirkungen vor allem auf drei Ebenen:

(1) Verschiebungen von Arten- und Abundanzspektren, etwa Einwanderung und/oder Ausbreitung bzw. Zunahme thermophiler (südlicher) Arten und eventuell Abnahme/Rückzug an kühles (Mikro-) klima angepasster Formen. Für derartige Veränderungen gibt es einerseits bei einer Reihe von Arten gute Hinweise (s. etwa Pfeifer 2012, Beispiele für Ostösterreich z. B. in Zuna-Kratky et al. 2009, 2013, vgl. diverse Artkapitel), andererseits aber nehmen gerade thermoxerophile Arten ab und hygromesophile, eher an Kühle adaptierte Arten zu (s. Landmann & Zuna-Kratky 2016). Zu bedenken ist, dass v. a. in Kulturlandbiotopen großklimatische Entwicklungen durch Änderungen der Landnutzung und die für Heuschrecken wohl wichtigeren negativen Einflüsse zunehmender Kühle in Bodennähe, die eine Folge der durch Düngereintrag bedingten dichteren Vegetationsdecken ist, überlagert und zerstört werden können.

(2) Veränderungen vertikaler Vorkommensmuster von Heuschrecken. Wie ich gezeigt habe (Kap. Höhenverbreitung, dieses Buch), gibt es dafür aus Österreich keine sehr eindeutigen Hinweise (vgl. auch

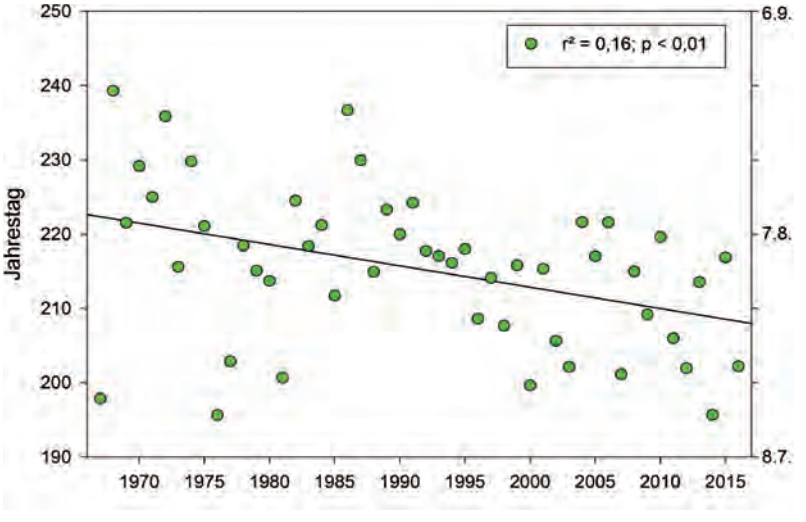


Abb. 10: Entwicklung der saisonalen Lage des „mittleren Exkursionstages" in den letzten 50 Jahren (1967 bis 2016). Pro Jahr mittleres Datum (Jahrestag) aller Feldexkursionen mit mindestens einem konkreten Heuschreckendatum. Tag 1 = 1. Januar; Tag 365 = 31. Dezember. Zur Orientierung beigegeben: konkrete Jahrestage (rechte Ordinate).

Tab. 3: Veränderungen der relativen Anteile (Prozentwerte) konkreter phänologischer Daten (nur Imagines) aus verschiedenen Höhenstufen und der saisonalen Verteilung von Heuschreckenexkursionen in fünf Zeitperioden mit unterschiedlicher Intensität der Datensammlung (s. Stichproben = n).

Höhenstufen	vor 1980	1980–1989	1990–1999	2000–2008	2009–2016	Gesamt	n Daten
< 500 m	42,23	29,23	76,07	62,31	61,20	64,18	141.216
500–1000 m	34,42	37,88	14,40	24,69	22,90	21,75	47.853
1000–1500 m	13,12	16,76	5,36	7,92	9,78	8,46	18.615
1500–2000 m	7,17	11,21	2,67	3,91	4,37	4,01	8.820
> 2000 m	3,06	4,92	1,49	1,15	1,74	1,60	3.526
Exkursionen							n Exkurs.
Januar–April	4,2	4,2	1,9	3,1	5,8	3,9	1.778
Mai	5,9	6,4	7,6	9,4	9,3	6,2	3.596
Juni	8,6	7,1	11,0	13,8	14,1	12,7	5.828
Juli	17,7	18,7	20,4	21,3	19,9	20,3	9.297
August	29,4	31,4	33,2	28,0	26,7	28,9	13.288
September	23,3	18,0	19,8	16,3	15,1	17,3	7.933
Oktober	8,4	8,7	3,5	4,5	4,7	6,5	2.992
Nov. + Dez.	2,3	2,4	0,9	1,5	2,5	1,8	829
n Daten	3.332	3.007	50.826	52.860	110.005		220.030
n Exkursionen	3.809	1.269	10.322	12.302	18.243		45.945

Daten und Analysen bei LANDMANN & ZUNA-KRATKY 2016).

(3) Veränderungen im jahreszeitlichen Auftreten, also in phänologischen Mustern.

Denkbar wäre, etwa als Folge einer rascheren Embryonal- und Larvalentwicklung, v. a. ein früheres Auftreten von Imagines im Jahr, wie dies NUFIO et al. (2010) für Hochgebirgsstandorte in den Rocky Mountains zeigen konnten. Dies sollte sich einerseits in einer Zunahme von extrem frühen Nachweisen von Imagines im Frühjahr (s. für Rheinland-Pfalz PFEIFER et al. 2012, PFEIFER 2014) und in einer Vorverlegung der gesamten Aktivitätsperiode äußern, was zu einer Verschiebung der Mediane von Beobachtungsdaten führen sollte. Andererseits sollte v. a. bei Spätsommerarten auch eine Zunahme der Häufigkeit später Nachweise (Extremwerte) im Herbst zu registrieren sein (s. auch Abb. 16).

Grundsätzlich lassen sich derartige Fragen mit unserem umfangreichen, mehrere Jahrzehnte zurück reichenden Material gut analysieren. Angesichts der Tatsache, dass derartige überlokale Langzeitanalysen m. W. für Heuschrecken aus Mitteleuropa und dem Alpenraum bislang fehlen, ist dies besonders attraktiv.

Die Analyse wird aber durch einige methodische Aspekte und Probleme erschwert. Einerseits ist, wie einleitend erwähnt, unser Datenmaterial ungleich über die letzten Jahre und Jahrzehnte verteilt. Insbesondere aus den Jahren vor 1980, aber teilweise auch noch aus der Subperiode 1980 bis 1989, verfügen wir nur für wenige Arten über ausreichend genaue phänologische Daten, um solide statistische Vergleiche mit der Teilperiode 1990 bis 1999 und rezenten Perioden ab 2000 durchzuführen (vgl. Tab. 1, 3). Unterschiede in der Kartierintensität dürften vor allem die Häufigkeit und Wahrscheinlichkeit beeinflussen, mit der besonders frühe oder späte phänologische Daten „anfallen". Für eine Analyse von Verschiebungen reichen daher unsere Daten auf Artniveau wegen der zu geringen Stichprobengrößen kaum aus, weshalb ich in der Folge nur vereinzelt einzelne häufige Arten betrachte (Tab. 4, Abb. 14), ansonsten aber v. a. Artengruppen vergleiche und die Daten aus den Jahrzehnten vor 1980 zu einer „Großperiode" zusammenfasse (Tab. 3, 4).

Andererseits ist zu berücksichtigen, dass die Kartiertätigkeit in den einzelnen Perioden nicht gleichmäßig über die einzelnen Saisonabschnitte und Höhenstufen verteilt war, was nicht nur die Registrierwahrscheinlichkeit von Extremwerten, sondern v. a. die Medianwerte des saisonalen Auftretens beeinflussen kann. Wie eine Prüfung des Materials zeigt (Tab. 3, Abb. 10), gibt es tatsächlich Unterschiede in den Erfassungsschwerpunkten von Periode zu Periode. Ein verzerrender Einfluss dieser Differenzen auf phänologische Trends (Abb. 11-14) ist wahrscheinlich, aber im Detail schwer zu kontrollieren oder nur mit erheblichem statistischen Aufwand, der in dieser Übersicht nicht zu leisten ist, zu korrigieren. Beispielsweise scheint es so zu sein, dass die österreichischen Heuschreckenkundler in den letzten Jahren auf der Suche nach den „Objekten ihrer Begierde" vermehrt schon im Frühjahr und Frühsommer ausschwärmen, womöglich gar in Reaktion auf den Klimawandel? Jedenfalls hat sich in den letzten 50 Jahren der Jahrestag der mittleren Exkursionstermins signifikant „verfrüht" (Abb. 10), und das gilt auch, wenn man die letzten 37 Jahre alleine betrachtet (1980 bis 2016: $r^2 = 0{,}21$; $p < 0{,}01$; im Mittel um >10 Tage im letzten Jahrzehnt früher als in den 1980ern). Diese „Verfrühung" der Kartiertätigkeit zeigt sich auch im Anteil, den Frühjahrs- und Frühsommerexkursionen (vor Juli) gegenüber

Sommer- und Frühherbstexkursionen (Juli bis September) in den einzelnen Perioden einnehmen (vor 1980: 18,7 %; 1980 bis 1989: 17,7 %, 1990 bis 1999: 20,5 %, aber 26,3 % und 29,2 % 2000 bis 2008 bzw. 2009 bis 2016; vgl. Tab. 3).

Außerdem ist der v. a. seit 1990 enorme Datenzuwachs überproportional stark auf intensivierte Beobachtungstätigkeiten in den Tieflagen Ostösterreichs zurückzuführen (Tab. 3), die andere phänologische Verhältnisse aufweisen als schon die höheren Submontan- bis Montanstufen (s. Kap. 5). Allerdings ist zumindest seit den 1990er Jahren nicht nur der absolute, sondern auch der relative Anteil von Daten aus Lagen über 1500 m wieder gestiegen (Tab. 3). Festzuhalten ist auch, dass die Dimensionen und Trends der Verschiebungen in den räumlich-zeitlichen Erfassungsschwerpunkten nicht sehr groß und auch nicht immer gleichmäßig und gleichsinnig sind. Die nachstehend präsentierten phänologischen Trends betreffen zudem Heuschrecken unterschiedlicher systematischer Zugehörigkeit, Höhenverbreitung (Höhenverbreitungstypen s. LANDMANN, dieses Buch) und jahreszeitlicher Einpassung (Phänologietypen, s. Tab. 2). Sie sind daher bei Berücksichtigung methodischer Aspekte wahrscheinlich weniger klar als aus den Übersichten hervorgeht. Dies betrifft vor allem die Verfrühungen des jahreszeitlichen Auftretens, die daher mit Vorsicht zu interpretieren sind.

In Summe dürften die nachstehend aufgezeigten Entwicklungen aber in ihrer generellen Tendenz gültig sein, die auf eine deutliche Reaktion der Phänologie österreichischer Heuschrecken auf klimatische (und ökologische!?) Veränderungen der letzten Jahrzehnte hinweist.

Betrachtet man die saisonale Entwicklung der Nachweise von Imagines aller Arten über alle Höhenstufen und Regionen Österreichs gemeinsam, so ist ein eindeutiger und signifikanter Trend einer jahreszeitlichen Vorverlegung zu konstatieren (Abb. 11).

Der Datenumfang aus den Perioden 1950 bis 1979 und 1980 bis 1989 ist allerdings deutlich kleiner und die Nachweise wurden damals zudem in vergleichsweise hohen Anteilen in mittleren bis höheren Lagen und später im Jahr gesammelt (Tab. 3). Es ist daher fraglich, in welchem Ausmaß die v. a. für die Periode 1980 bis 1989 sehr deutlich späteren Mediane ein Artefakt sind (bei den Ensifera 12, bei den Caelifera 9 Tage später als in der Periode 1990 bis 1999 bzw. 17 und 13 Tage später als in der Periode 2009 bis 2016 – Abb. 11). Teilweise gilt dies auch für einen Vergleich der Daten aus den 1990er Jahren mit jenen seit 2000. Da allerdings zwischen 1990 und 1999 über drei Viertel der Daten aus Lagen unter 500 m stammen (Tab. 3), wo die dort dominanten Arten naturgemäß im Mittel jahreszeitlich früher auftreten, sind die signifikant späteren Mediane der 1990er Jahre vor allem gegenüber der aktuellen Periode bemerkenswert (5 bzw. 4 Tage Ensifera bzw. Caelifera – Abb. 11). Die „Verfrühung" betrifft aber nicht nur die Mediane. Eine Verschiebung nach vorne ist auch für die 25- und 75% Perzentilen (= grüne Box in Abb. 11), die 50 % aller Phänologiedaten umfassen, auffällig. Bei den Langfühlerschrecken umfasst dieser Bereich in der Periode 1980 bis 1989 die Jahrestage 216 (3. August) bis 256 (12. September) und verschiebt sich in den nachfolgenden Perioden wie folgt: 1990 bis 1999: 16.7. bis 29.8.; 2000 bis 2008: 7.7. bis 27.8. und 2009 bis 2016: 8.7. bis 25.8. Bei den Ensifera gibt es also seit 2000 keine auffälligen Änderungen mehr, wenn auch die

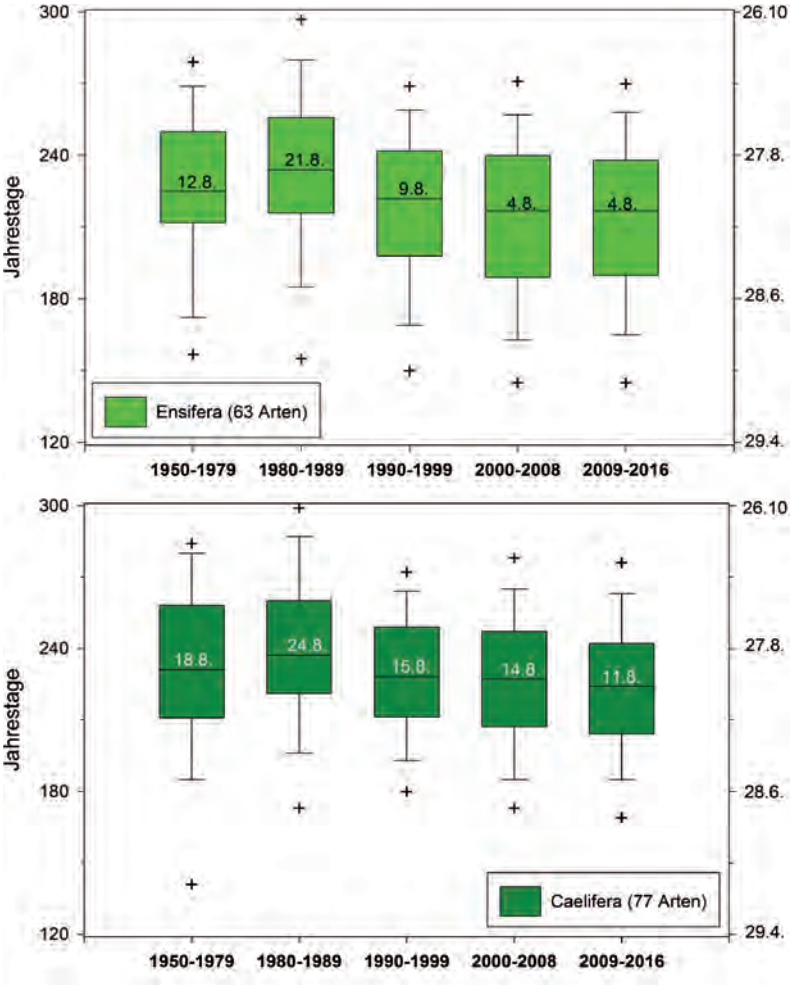


Abb. 11: Jahreszeitliches Auftreten von Langfühler- und Kurzfühlerschrecken in Österreich in 5 Zeitperioden seit 1950. Die Boxplotdarstellung zeigt in der Box den Medianwert (Datum) aller Beobachtungen mit konkreten Datums- & Höhenangaben aller Arten einer Gruppe (Tage des Jahres – linke Ordinate; Datumsangaben – rechte Ordinate). Die Box umgrenzt die 25 % & 75 % Perzentilen. Die 10 % & 90 % Perzentilen sind durch die Whisker, die 5 % & 95 % Perzentilen durch das Kreuz dargestellt (ohne Extremwerte). Zahl der jeweiligen Datensätze/Periode: Ensifera: 647, 1.101, 25.534, 24.055, 44.919; Caelifera: 1.009, 1.906, 25.292, 28.805, 65.086. Die Unterschiede zwischen den Medianen bzw. der Datenverteilung benachbarter Perioden sind allesamt signifikant (p <0,001, Mann-Whitney-Rangsummentests).

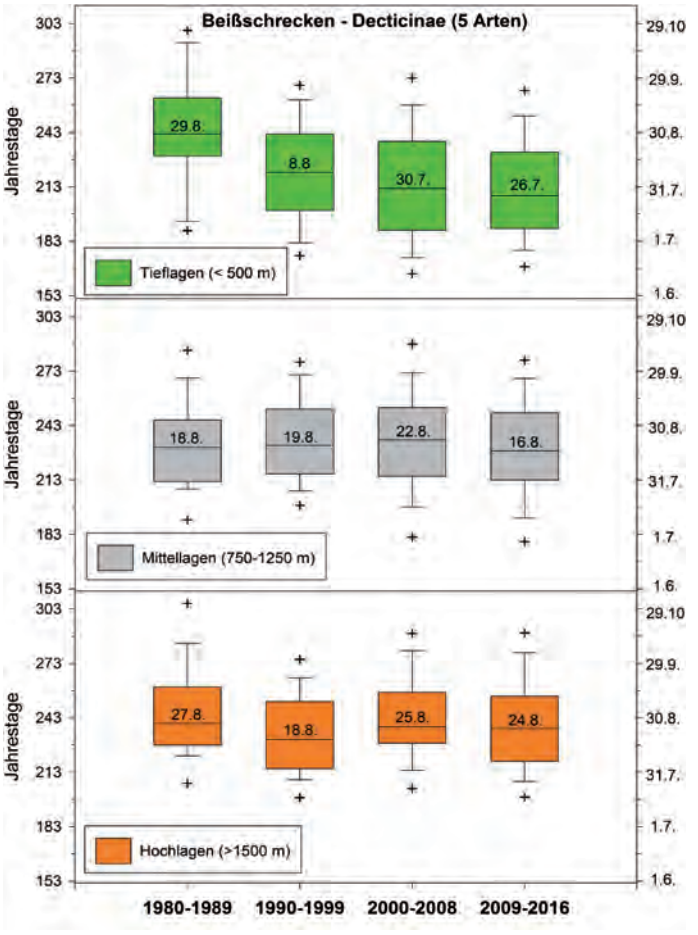


Abb. 12: Jahreszeitliches Auftreten höhenflexibler Beißschrecken in drei durch je 250 Höhenmeter getrennten Höhenstufen in Österreich in vier Zeitperioden seit 1980. Alle Beobachtungen der fünf Arten *Decticus verrucivorus*, *Pholidoptera aptera*, *Metrioptera brachyptera*, *Roeseliana roeselii* und *Pholidoptera griseoaptera* sind summiert. Zahl der jeweiligen Datensätze/Periode und Höhenstufe: Tief: 106, 5.257, 3.455, 6.048; Mittel: 183, 1.015, 1.601, 3.879; Hoch: 75, 245, 419, 1.115. Nur die Unterschiede zwischen Daten der Mittellagen 1980-1989 vs. 1990-1999 und 1990-1999 vs. 2000-2008 sind nicht signifikant, ansonsten p< 0,01 bzw. p< 0,001, Mann-Whitney-Rangsummentests. Boxplot wie in Abb. 11.

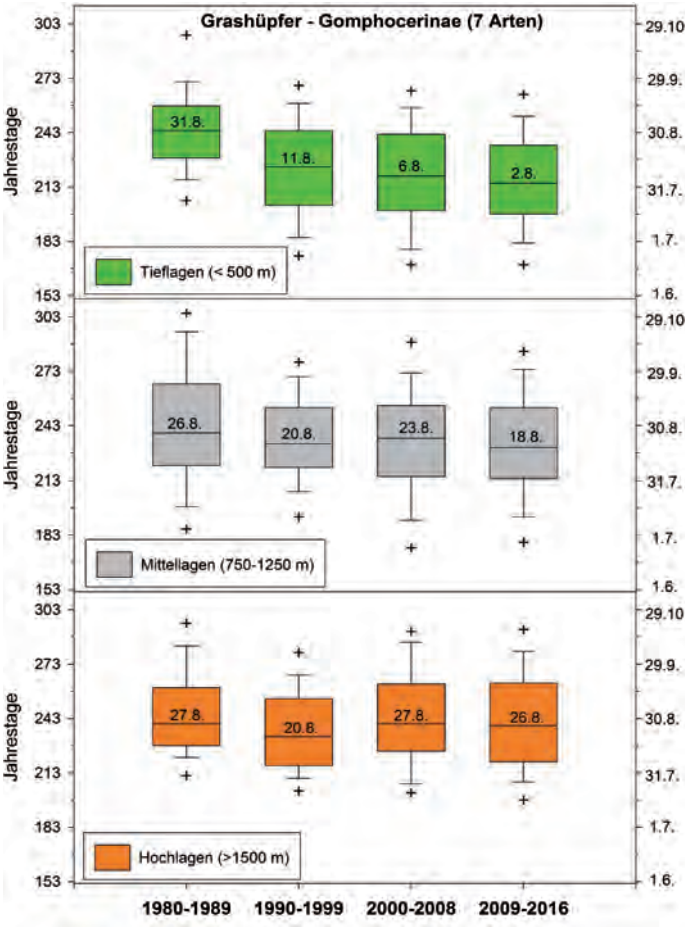


Abb. 13: Jahreszeitliches Auftreten höhenflexibler Grashüpfer in drei durch je 250 Höhenmeter getrennten Höhenstufen in Österreich in vier Zeitperioden seit 1980. Alle Beobachtungen der sieben Arten *Euthystira brachyptera*, *Stenobothrus lineatus*, *Omocestus viridulus*, *Gomphocerippus rufus*, *Chorthippus biguttulus*, *Ch. brunneus*, *Pseudochorthippus parallelus* sind summiert. Zahl der jeweiligen Datensätze/Periode und Höhenstufe: Tief: 195, 8.411, 6.880 15.495; Mittel: 277, 1.478, 2.486, 6.228; Hoch: 200, 944, 1.246, 2.927. Nur der Unterschied zwischen Daten der Mittellagen 1990-1999 vs. 2000-2008 ist nicht signifikant (p = 0,54), ansonsten p< 0,05 bis p< 0,001, Mann-Whitney-Rangsummentests. Boxplot wie in Abb. 11.

Unterschiede in der Nachweisverteilung zwischen den beiden Subperioden 2000 bis 2008 vs. 2009 bis 2016 noch signifikant sind. Bei den Kurzfühlerschrecken hält der Trend der „Verfrühung" auch rezent an, wenn auch seit 2000 deutlich abgeschwächt. Die entsprechenden Werte für die 25 % bis 75 % Perzentilen seit den 1980er Jahren sind: 1980 bis 1989: 8.8. bis 16.9., 1990 bis 1999: 29.7. bis 5.9.; 2000 bis 2008: 25.7. bis 3.9. und 2009 bis 2016: 22.7. bis 29.8. In Summe indiziert dies ein insgesamt etwa drei- bis fünftägiges früheres Einsetzen der „Heuschreckensaison" im letzten Vierteljahrhundert, was kaum allein als ein Artefakt der heterogenen Datenstruktur gewertet werden kann.

Wie ich aber in den voranstehenden Kapiteln gezeigt habe, gibt es je nach art- und gruppenspezifischen Charakteristika (Entwicklungszyklen), je nach den ökologischen Ansprüchen und der Plastizität von Arten und innerartlich je nach der Höhenlage erhebliche Variationen in den phänologischen Mustern (Phänologietypen s. Tab. 2, Kap. 3). Es ist daher sinnvoll, für kleinere, homogenere systematische Einheiten und separat für verschiedene Höhenlagen Veränderungen phänologischer Kennwerte in der Zeitachse zu prüfen. Wie schon im Kap. 5 fokussiere ich dabei auf Arten zweier Unterfamilien, für die (1) aus allen Vergleichsperioden zumindest ein Grunddatenstock vorhanden ist und die (2) über eine größere Höhenamplitude und in weiten Teilen Österreichs verbreitet sind. Um eine klarere Abgrenzung von Höhenstufen zu erhalten, werden nur Daten aus voneinander (durch 250 Höhenmeter) getrennten Höhenbereichen verglichen. Höhenstufen über 1500 m habe ich nicht mehr weiter differenziert

und Perioden vor 1980 nicht analysiert, weil hier die Datenmengen zu wenig umfangreich sind (Abb. 12, 13). Zusätzlich erlauben unsere Daten auch Vergleiche für die Feldgrille, allerdings nur für Tieflagen vs. mittlere Lagen und nur für summierte Daten aller Jahre der subrezenten Periode 1980 bis 1999 (Abb. 14).

Der Vergleich der saisonalen Verteilung phänologischer Daten in den vier je 8-10 Jahre umfassenden Zeitperioden seit 1980 zeigt sowohl bei den Beißschrecken (Abb. 12) als auch den Grashüpfern (Abb. 13), dass es komplexe phänologische Reaktionen auf Trends der Klimaerwärmung gibt, und es naiv wäre, einfache und lineare Muster zu erwarten (vgl. z. B. auch SPARKS et al. 2006 für Schmetterlinge). Interessanterweise gibt es bei beiden Heuschreckengruppen nur in den Tieflagen klare und eindeutige Trends hin zu einer steten saisonalen „Verfrühung" des Auftretens. Diese sind allerdings erheblich, denn die Mediane haben sich in Lagen unter 500 m von den 1980er Jahren um mehr als einen Monat (Decticinae) oder fast einen Monat (Gomphocerinae) nach vorne verschoben (Abb. 12, 13). Auch der Zeitraum, in dem 50 % der Meldungen erfolgten (Jahrestage zwischen 25 % und 75 % Perzentilen) hat sich nach vorne verschoben, wenn auch seit den 1990er Jahren bei beiden Gruppen nur abgeschwächt um etwa eine Woche. Bei den Beißschrecken umfasst dieser Bereich in den Tieflagen für die Periode 1980 bis 1989 (die wegen der geringen Datenmenge eventuell zu wenig repräsentativ ist) die Jahrestage 230 (17. August) bis 263 (19. September) und in den nachfolgenden Perioden 1990 bis 1999: 18.7. bis 29.8.; 2000 bis 2008: 7.7. bis 25.8. und 2009 bis 2016: 8.7. bis 19.8., hat sich also seit den 1990er Jahren um etwa 10 Tage nach vorne verschoben. Bei den Grashüpfern liegen die entsprechenden Werte der 25 bis 75 % Perzentilen für die vier Perioden zwischen: 16.8. bis 14.9.; 21.7. bis 31.8.; 18.7. bis 29.8. und 16.7. bis 23.8., haben sich also in den Tieflagen seit den 1990er nicht so stark, aber immerhin um 5 Tage nach vorne verschoben. Für die mit Daten besonders gut abgedeckten Lagen unter 500 Höhenmetern, also v. a. für Ostösterreich, lässt sich also für häufige Arten der Decticinae und Gomphocerinae ein klarer, wohl v. a. auf die Klimaerwärmung zurückführbarer Zeiteffekt nachweisen.

Hingegen sind die Entwicklungen in den mittleren und höheren Lagen sehr uneinheitlich und nicht leicht zu interpretieren (Abb. 12, 13). In der oberen Submontan- und unteren Montanstufe (750 bis 1250 m) haben sich die Mediane bei den Beißschrecken und Grashüpfern sogar teilweise von den 1980er, 1990er Jahren bis in die Periode 2000 bis 2008 nach hinten verschoben und gegenüber dieser Periode erst in jüngster Zeit (ab 2009) wieder signifikant (beide Gruppen jeweils $p < 0{,}001$)

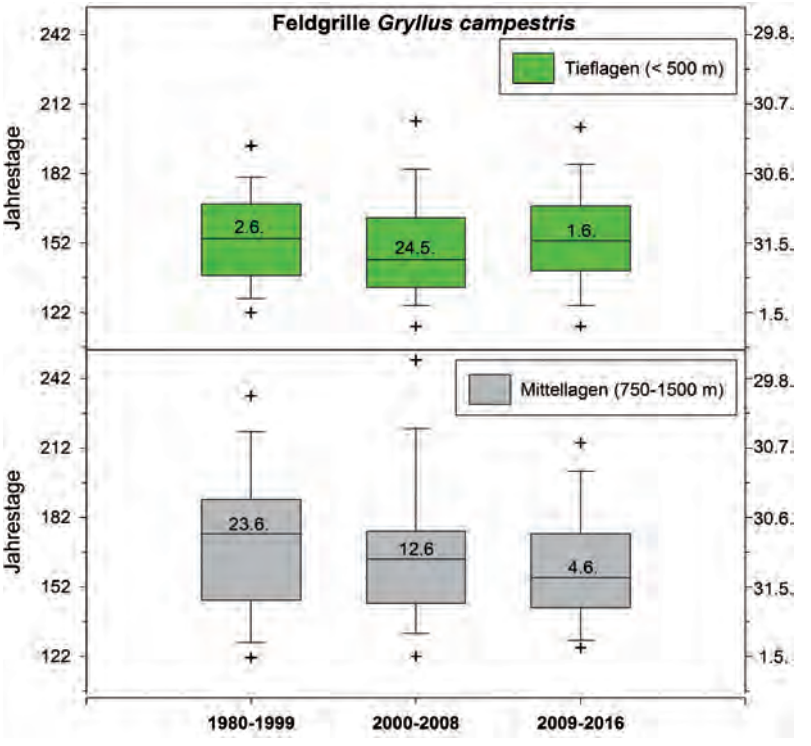


Abb. 14: Jahreszeitliches Auftreten der Feldgrille in zwei durch 250 Höhenmeter getrennten Höhenstufen in Österreich in drei Zeitperioden seit 1980. Eine Unterteilung der subrezenten Periode 1980 bis 1999 in 2 Subperioden (wie in Abb. 11 bis 13) war wegen der geringen Stichprobengröße nicht sinnvoll. Zahl der jeweiligen Datensätze/Periode und Höhenstufe: Tieflagen: 154, 1.415, 2.428; Mittellagen: 175, 190, 1.066. Nur die Unterschiede zwischen der ersten und letzten Periode in Tieflagen ($p = 0{,}8$) und Daten der Mittellagen 2000 bis 2008 vs. 2009 bis 2016 sind nicht signifikant ($p = 0{,}087$); ansonsten $p < 0{,}001$, Mann-Whitney-Rangsummentests. Boxplotdarstellung wie in Abb. 11.

um 5-6 Tage „verfrüht" .Auch die Spannbreite der Daten (etwa die Periode zwischen 25- und 75 % Perzentile) zeigt unter Berücksichtigung der unterschiedlichen Stichproben in diesen Höhenlagen keine wirklich auffällige oder klare Änderung. Dies gilt auch für Daten aus den Subalpin- bis Alpinlagen (>1500 m), für die allerdings die Stichprobengrößen und Verteilungen zwischen den Perioden schon uneinheitlicher sind (s. Tab. 3). Zwischen den 1990er Jahren und den beiden Perioden ab 2000 unterscheiden sich zwar die Mediane der einzelnen Perioden jeweils signifikant, aber mehrfach liegen sie in früheren Perioden später als in späteren (Abb. 12, 13). Immerhin ist bemerkenswert, dass gegenüber den 1990er Jahren der Jahrestag der 75 % Perzentile sowohl bei den Beißschrecken als auch bei den Grashüpfern in den beiden jüngsten Perioden um 3 bis 5 bzw. 8 bis 9 Tage später liegt. Dies kann zum Teil ein Artefakt sein, weil ab dem Jahr 2000 vermehrt in höheren Lagen und auch später im Jahr Daten erhoben wurden (vgl. Tab. 3). Es mag aber auch als Hinweis darauf gewertet werden, dass robuste Arten (s. Abb. 16) auch in höheren Lagen zunehmend häufiger spät im Jahr aktiv sind, weil Fröste und Schneefall in vielen Jahren in Berglagen jetzt später einsetzen und v. a. in

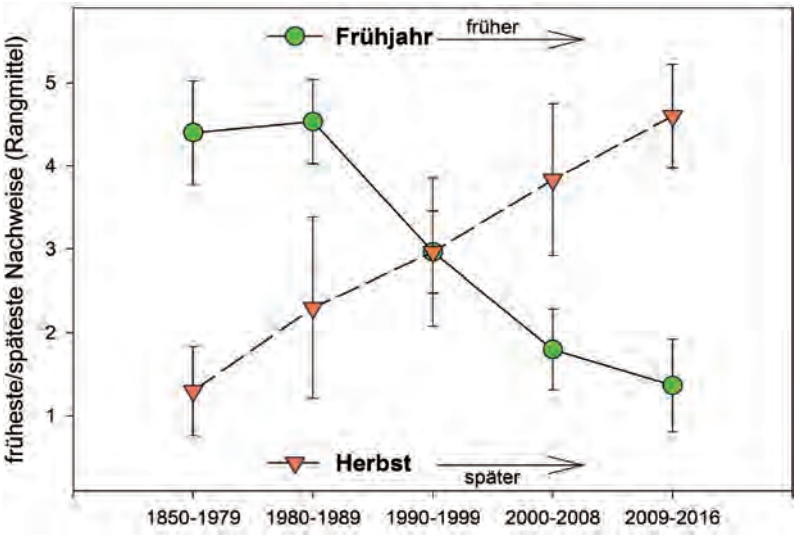


Abb. 15: Entwicklung der Extremwerte des imaginalen Auftretens der 30 häufigsten österreichischen Heuschreckenarten am Anfang (Frühjahr) und Ende der Saison (Herbst) in fünf Zeitperioden. Dargestellt ist jeweils der Mittelwert (± sd) des Rankings der Jahrestage der fünf frühesten/spätesten Beobachtungen von 30 Arten (vgl. Einzelwerte in Tab. 4).

Abb. 16: Spätherbstdaten österreichischer Heuschrecken werden auch in höheren Lagen in den letzten Jahren immer häufiger gemeldet. Selbst nach ersten Frösten und Schneefall im Gebirge trifft man dort mitunter noch Einzeltiere robuster Arten an. Hier: Ein Männchen der Großen Höckerschrecke *Arcyptera fusca* auf der Großen Fleißalm/Heiligenblut (Kärnten) am 24.10.2015 auf 1860 m (Foto: I. Illich).

Südexponationen milde Spätherbst- und Frühwintertemperaturen keine Ausnahme mehr darstellen (s. dazu auch Höhennachweise von *Gomphocerippus rufus* und *Chorthippus biguttulus* im Dezember 2016 an der Nordkette/T – Kap. 5).

Wie komplex die Verhältnisse sind, zeigt schließlich auch das Fallbeispiel der thermisch sensibleren Feldgrille, deren Phänologiedaten sich in den Tieflagen von den 1980er Jahren bis heute offenbar wenig oder nicht einheitlich, in den (für sie) höheren Lagen aber signifikant und linear verändert haben (Abb. 14). So unterscheidet sich zwar die Verteilung der Grillennachweise auch in den Tieflagen zwischen den benachbarten Perioden jeweils signifikant, nicht jedoch zwischen der Periode 1980 bis 1999 und der Periode 2009 bis 2016. In den höheren Lagen erscheinen adulte Feldgrillen aber aktuell hochsignifikant, im Mittel fast drei Wochen früher, als noch vor 20 bis 30 Jahren. Auch die Mediane zwischen den Subperioden 2000 bis 2008 und 2009 bis 2016 liegen immerhin 8 Tage auseinander (Abb. 14), der Unterschied lässt sich aber (wohl wegen der zu kleinen Stichprobe vor 2009) knapp nicht sichern ($p = 0{,}087$; Trend). Zudem häufen sich auch extrem frühe Grillennachweise in Hochlagen. So stammen 14 der 15 Aprildaten singender Feldgrillen, die wir aus Lagen über 1000 m in der Datenbank haben, aus den letzten 10 Jahren (seit 2007).

Für die Beurteilung phänologischer Verschiebungen ist also auch die Betrachtung von Extremdaten aussagekräftig und interessant.

In der Tab. 4 habe ich daher für die 30 häufigsten österreichischen Heuschreckenarten Extremwerte des Auftretens in fünf Zeitperioden verglichen. Neben den vier jeweils 8 bis 10 Jahre langen Teilperioden ab 1980 (also dem Zeitraum mit der stärksten Klimaerwärmung im Alpenraum – s. oben), habe ich alle verfügbaren Daten davor zu einer einzigen Sammelperiode (vor 1980) zusammengezogen, da selbst für die häufigen Arten zu wenige Daten vorliegen, um hier eine nähere Differenzierung durchzuführen. Wegen der über die einzelnen Perioden bei fast allen Arten doch sehr ungleichen Stichprobengrößen (ab 1990 durchgehend über 100 bis über 1.000 Datensätze/Art, 1980 bis 1989 und davor meist nur 30 bis 100 DS pro Periode und Art), habe ich jeweils bei jeder Art nur die fünf saisonal frühesten und spätesten Nachweise in jeder Periode für Vergleiche herangezogen. Den Mittelwert (mittleren Jahrestag) dieser je fünf Früh- bzw. Spätnachweise habe ich für jede Art mit einer Rangziffer von 1 bis 5 bewertet. Jene der fünf Perioden mit dem frühesten Jahrtagsmittel wurde sowohl im Frühjahr als auch im Herbst mit der Rangziffer 1, jene mit dem spätesten Mittel jeweils mit 5 versehen. Niedrige Rangziffern bzw. bei Betrachtung aller Arten niedere Rangsummen oder Rangsummenmittel (Abb. 15) bedeuten im Frühjahr also frühes Erscheinen, im Herbst aber frühes Verschwinden.

Trotz dieses groben Ansatzes und trotz der möglichen Verzerrungen durch unterschiedliche Stichprobengröße und andere Sammelartefakte (s. oben), sind die Ergebnisse dieser „Extremwertanalyse“ eindeutig (Abb. 15). Sie lassen insgesamt kaum Zweifel daran, dass in Österreich zumindest die meisten häufigeren Arten in den letzten 15 bis 20 Jahren früher im Jahr auf-

Tab. 4: Ranking der Extremwerte des Auftretens der 30 häufigsten österreichischen Heuschreckenarten (10 Ensifera, 20 Caelifera) als Imago im Frühjahr und Herbst in fünf Zeitperioden. Rankingbasis ist jeweils der Mittelwert der Jahrestage der fünf frühesten/spätesten Beobachtungen (Ausreißer, d.h. Einzelwerte > 30 Tage vor/nach dem jeweils nächsten Datum sind nicht berücksichtigt). Früh 1 = frühestes, Früh 5 = spätestes erstes Auftreten im Jahr; Spät 1 = frühestes, Spät 5 = spätestes Verschwinden im Jahr (vgl. auch Abb. 15).

Art	Vor 1980	1980-1989	1990-1999	2000-2008	2009-2016	Vor 1980	1980-1989	1990-1999	2000-2008	2009-2016
	Früh	Früh	Früh	Früh	Früh	Spät	Spät	Spät	Spät	Spät
Leptophyes albovittata	4	5	3	2	1	2	1	5	3	4
Tettigonia cantans	5	4	3	2	1	1	2	4	3	5
Tettigonia viridissima	5	4	3	2	1	1	2	4	3	5
Decticus verrucivorus	4	5	3	2	1	1	3	2	5	4
Metrioptera brachyptera	5	4	3	2	1	1	4	2	3	5
Roeseliana roeselii	5	4	3	2	1	1	3	2	4	5
Pholidoptera aptera	5	4	3	2	1	1	3	2	4	5
Pholidoptera griseoaptera	4	5	3	2	1	1	2	3	5	4
Platycleis grisea	4	5	3	2	1	2	1	3	5	4
Gryllus campestris	5	4	3	1	2	2	1	4	3	5
Tetrix tenuicornis	5	4	3	2	1	2	1	3	4	5
Podisma pedestris	3	5	4	2	1	3	1	2	5	4
Miramella alpina	4	5	3	2	1	1	2	3	4	5
Oedipoda caerulescens	4	5	3	2	1	2	1	3	5	4
Psophus stridulus	3	5	4	1	2	2	1	4	3	5
Stethophyma grossum	5	4	3	1	2	1	3	2	4	5
Euthystira brachyptera	5	4	3	2	1	1	2	3	4	5
Omocestus rufipes	4	5	3	1	2	1	5	4	2	3
Omocestus viridulus	5	4	3	1	2	1	3	2	4	5
Stenobothrus lineatus	5	4	1	2	3	1	2	4	3	5
Gomphocerippus rufus	4	5	3	2	1	1	2	3	4	5
Gomphocerus sibiricus	5	4	3	2	1	1	4	2	5	3
Chorthippus apricarius	5	4	3	1	2	1	3	4	2	5
Chorthippus biguttulus	4	5	3	1	2	1	3	2	5	4
Chorthippus brunneus	4	5	3	2	1	1	2	3	4	5
Chrysochraon dispar	4	5	3	2	1	2	1	4	3	5
Chorthippus dorsatus	4	5	3	2	1	1	2	3	4	5
Chorthippus mollis	5	4	3	2	2	1	2	3	4	5
Pseudochorthippus montanus	4	5	2	3	2	1	4	2	3	5
Pseudochorthippus parallelus	4	5	3	2	1	1	3	2	5	4
Mittel der Rangwertung	**4,4**	**4,5**	**3,0**	**1,8**	**1,4**	**1,3**	**2,3**	**3,0**	**3,8**	**4,6**
Rangsumme	**132**	**136**	**89**	**54**	**41**	**39**	**69**	**89**	**115**	**138**

treten und – noch auffälliger – später im Jahr aktiv sind als in früheren Jahrzehnten (Tab. 4, Abb. 15).

Inwieweit die gezeigten Entwicklungen und Veränderung allein auf die Klimaerwärmung zurückzuführen sind, bleibt aber im Detail fraglich. Die von Gruppe zu Gruppe, Art zu Art, Region zu Region, Höhenlage zu Höhenlage und von Periode zu Periode vielfältigen und variablen Muster verbieten jedenfalls eine übersimplifizierte und lineare Interpretation, wie sie leider heute im Zusammenhang mit der Klimaproblematik vielfach üblich ist (vgl. auch LANDMANN, Kapitel Höhenverbreitung, dieses Buch, LANDMANN & ZUNA-KRATKY 2016; s. auch z. B. SPARKS et al. 2006 für Schmetterlinge).

Literatur

APCC (2014): Österreichischer Sachstandsbericht Klimawandel 2014 (AAR14). — Austrian Panel on Climate Change (APCC), Österr. Akademie der Wissenschaften, Wien, Österreich, 1.096 pp.

Berner D., Körner C. & W.U. Blanckenhorn (2004): Grasshopper populations across 2000 m of altidude: is there life history adaptation? — Ecography **27**: 733-740.

Berner D. & W.U. Blanckenhorn (2006): Grasshopper ontogeny in relation to time constraints: adaptive divergence and stasis. — Journal of Animal Ecology **75**: 130-139.

Carron G. (1996): Do alpine Acridids have a shortened post-embryonic development? — Articulata **11**: 49-72.

Chappell M.A. & D.W. Whitman (1990): Grasshopper thermoregulation. — In: Chapman R.F. & A. Joern (Eds.); Biology of Grasshoppers. Wiley Press: 143-172.

Coxwell C.C. & C:E. Bock (1995): Spatial variation in diurnal surface temperatures and the distribution and abundance of an alpine grasshopper. — Oecologia **104**: 433-439.

Dearn J.M. (1977): Variable life-history characteristics along an altitudinal gradient in 3 species of Australian grasshopper. — Oecologia **28**: 67-85.

Dell D., Sparks T.H. & R.L.H. Dennis (2005): Climate change and the effect of increasing spring temperatures on emergence dates of the flagship butterfly *Apatura iris* (Lepidoptera: Nymphalidae). — Eur. J. Entomol. **102**: 161-167.

Dingemanse N.J. & V.J. Kalkman (2008): Changing temperature regimes have advanced the phenology of Odonata in the Netherlands. — Ecological Entomology **33**: 1-9.

Dingle H., Mousseau, T.A. & S.M. Scott (1990): Altitudinal variation in life cycle syndromes of California populations of grasshopper, *Melanoplus sanguinipes* (F). — Oecologia **84**: 199-206.

Dunn P.O. & D.W. Winkler (2010): Effects of climate change on timing of breeding and reproductive success in birds. — In: Møeller S.A.P., Fiedler W. & P. Berthold (eds), Effects of climate change on birds. Oxford University Press. Chapter **10**: 113-129.

Essl F. & W. Rabitsch (Hrsg. 2013): Biodiversität und Klimawandel: Auswirkungen und Handlungsoptionen für den Naturschutz in Mitteleuropa. — Springer, Berlin, Heidelberg. 458 pp.

Finch O.D., Loffler J. & R. Pape (2008): Assessing the sensitivity of *Melanoplus frigidus* (Orthoptera: Acrididae) to different weather conditions: a modeling approach focusing on development times. — Insect Sci. **15**: 167-178.

Hassall C., Thompson D.J., French G.C. & I.F. Harvey (2007): Historical changes in the phenology of British Odonata are related to climate. — Global change biology **13**: 933-941.

Illich IP. & N. Winding (1999): Dynamik von Heuschrecken-Populationen (Orthoptera: Saltatoria) in subalpinen und alpinen Rasen des Nationalparks Hohe Tauern (Österreichische Zentralalpen) von 1990-1997. — Wiss. Mitt. NP Hohe Tauern **5**: 63-85.

Ingrisch S. (1995): Phänologie und Abundanz der Heuschrecken in der alpinen Stufe am Muottas Muragl, Engadin (Orthoptera: Acrididae). — Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. **68**: 7-22.

Ingrisch S. (1998): Lebenszyklus und Phänologie. — In: Ingrisch S. & G. Köhler (1998): Die Heuschrecken Mitteleuropas. Neue Brehm-Bücherei, Bd. **629**. Westarp Wissenschaften, Magdeburg: 51-118.

Ingrisch S. & G. Köhler (1998): Die Heuschrecken Mitteleuropas. — Neue Brehm-Bücherei, Bd. **629**. Westarp Wissenschaften, Magdeburg, 460 pp.

Kaltenbach A. (1962): Zur Soziologie, Ethologie und Phänologie der Saltatoria und Dictyoptera des Neusiedlerseegebietes. — Wiss. Arb. Burgenland **29**: 78-102.

Knudsen E., Lindén A., Both C., Jonzén N., Pulido F., Saino N., Sutherland W., Bach L.A., Coppack T., Ergon T., Gienapp P., Gill, J.A., Gordo O., Hedenström A., Lehikoinen E., Marra P.P., Møller A.P., Nilsson A.L.K., Péron G., Ranta E., Rubolini D., Sparks T.H., Spina F., Studd, C.E., Sæther S.A., Tryjanowski P. & N.C. Stenseth (2011): Challenging claims in the study of migratory birds and climate change. — Biological Reviews **86**: 928-946.

Körner C. & D. Basler (2010): Phenology under global warming. — Science **327**: 1461-1462.

Körner C. (1999): Alpine plant life. – Functional Plant ecology of High Mountain Ecosystems — Springer, Berlin, Heidelberg, New York: 338 pp.

Landmann A. & T. Zuna-Kratky (2016): Die Heuschrecken Tirols. — Berenkamp, Innsbruck. 330 pp.

Lederer E. (2004): Autökologische Untersuchungen an Heuschrecken (Saltatoria) und Fangschrecken (Mantodea) im südlichen Burgenland. — Diplomarbeit Univ. Graz: 119 pp.

Menzel A, Sparks T.H., Estrella N, Koch E, Aasa A. et al. (2006): European phenological response to climate change matches the warming pattern. — Global Change Biology **12**: 1969-1976.

Nufio C.R., McGuire C.R., Bowers N.D. & R.P. Guralnic (2010): Grasshopper Community Response to Climatic Change: Variation Along an Elevational Gradient. — Plos One **5** (9); e12977. doi: 10.1371/journal.pone.0012977.

Pfeifer M.A. (2012): Heuschrecken und Klimawandel. Ausbreitung vor allem südlicher Fang- und Heuschreckenarten in Rheinland-Pfalz. — Natur und Landschaft **44**: 205-212.

Pfeifer M.A., Bastian A., Bastian H.V., Fluck W., Lähne W., Renker C., Röller O., Römer J., Schwab G., Simon L., Steverding M. & T. Weber (2012): Sehr früher Beginn der Imaginalphänologie von Heuschrecken im Jahr 2011 (Insecta: Saltatoria). — Fauna und Flora in Rheinland-Pfalz **12**: 591-600.

Pfeifer M.A. (2014): Die Heu- und Fangschreckenfauna von Rheinland-Pfalz im Klimawandel. — In: Korn H., Bockmühl K. & R. Schliep (Hrsg.), Biodiversität und Klima – Vernetzung der Akteure in Deutschland X Ergebnisse und Dokumentation des 10. Workshops. BfN-Skripten **357**: 81-83. In: http://www.bfn.de/0502_skripten.html

Reisigl H. & R. Keller (1987): Alpenpflanzen im Lebensraum. — G. Fischer, Stuttgart, New York, 149 pp.

Samietz J., Salser M.A. & H. Dingle (2005): Altitudinal variation in behavioural thermoregulation: local adaptation vs. plasticity in California grasshoppers. — J. Evol. Biology **18**: 1087-1096.

Sänger K. (1980): Zur Phänologie einiger Saltatoria (Insecta: Orthoptera) im pannonischen Raum Österreichs. — Zool. Anz. Jena **204**: 165-176.

Smettan H.W. (1986): Die Heuschrecken, Ohrwürmer und Schaben des Kaisergebirges/Tirol (Insecta: Saltatoria, Dermaptera, Blattaria). — Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg **79**: 1-93.

Sparks T.H., Huber K. & R.H.D. Dennis (2006): Complex phenological responses to climate warming trends? Lessons from history. — Eur. J. Entomol. **103**: 379-386.

Telfer M.G. & M. Hassall (1999): Ecotypic differentiation in the grasshopper *Chorthippus brunneus*: life-history varies in relation to climate. — Oecologia **121**: 245-254.

Willot S.J. & M. Hassall (1998): Life-history responses of British grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) to temperature change. — Funct. Ecol. **12**: 232-241.

Zuna-Kratky T., Pollheimer M., Schweighofer W. & A. Panrok (2008): Erfolgreiche Überwinterung des Verkannten Grashüpfers *Chorthippus mollis* in Ostösterreich im Winter 2006/07. — Articulata **23** (2): 73-76.

Zuna-Kratky T., Karner-Ranner E., Lederer E., Braun B., Berg H.-M., Denner M., Bieringer G., Ranner A. & L. Zechner (2009): Verbreitungsatlas der Heuschrecken und Fangschrecken Ostösterreichs. — Verlag Naturhistorisches Museum Wien, Wien. 304 pp.

Zuna-Kratky T., Bieringer G., Denner M., Dvorak M. & E. Karner-Ranner (2013): Schutzprogramm für die gefährdeten Heuschrecken des Nordburgenlands. — Naturschutzbund Burgenland, Eisenstadt: 159 pp.

Anschrift des Verfassers:

Univ.-Doz. Mag. Dr. Armin Landmann
Karl Kapfererstr. 3
A-6020 Innsbruck
E-Mail: armin.landmann@uibk.ac.at

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Denisia

Jahr/Year: 2017

Band/Volume: 0039

Autor(en)/Author(s): Landmann Armin

Artikel/Article: Sommerfrische in den Bergen: Zum jahreszeitlichen Auftreten der Heuschrecken Österreichs 111-135